SYNTHÈSE SUR L'INFLUENCE DES PROCESSUS PÉLAGIQUES ET BENTHIQUES, BIOTIQUES ET ABIOTIQUES, STOCHASTIQUES ET DÉTERMINISTES, SUR LA DYNAMIQUE DE L'AUTORECRUTEMENT DES POISSONS CORALLIENS

par

David LECCHINI & René GALZIN (1, 2)

RÉSUMÉ. - Le terme recrutement est sûrement le plus utilisé par les écologistes marins car il permet de rassembler sur un même problème, les océanographes biologistes, chimistes et physiciens. Différentes définitions lui sont données selon le domaine d'étude : halieutique, physiologique ou écologique. Dans cette synthèse, le recrutement est défini comme l'intégration des juvéniles dans la population d'adultes (définition écologique). Aujourd'hui, il est largement accepté que la taille des populations adultes des organismes marins benthiques à phase larvaire planctonique est déterminée en majorité par l'intensité du recrutement. Sa variabilité spatio-temporelle est pour partie responsable de celle de la structure des populations d'adultes. Cependant, peu d'études ont étudié les mécanismes responsables de cette variabilité afin de savoir si ces fluctuations dépendent principalement de processus pélagiques ou benthiques, stochastiques ou déterministes, biotiques ou abiotiques. Cette synthèse a pour but d'apporter des éléments de réponse à ce déterminisme du recrutement, en étudiant l'influence de ces processus à l'échelle d'une île corallienne et sous l'hypothèse d'une origine autochtone des larves. Ainsi, nous essayons de répondre aux questions suivantes : quelle est la relation *(i)* temporelle, *(ii)* spatiale et *(iii)* en intensité entre *(a)* le type de ponte et celui de colonisation (phase pélagique), et entre *(b)* le type de colonisation et celui du recrutement (phase benthique) ? L'influence relative des différents processus étudiés tels les courants océaniques (dispersifs ou tourbillonnaires), la croissance larvaire, la prédation benthique (densité-dépendante ou indépendante), sur la dynamique des poissons est spécifique de chaque question étudiée. Mais tous ces processus agissent à un degré plus ou moins important sur une étape du cycle biologique des poissons (phase pélagique ou benthique, phase de la reproduction, de la colonisation ou de l'installation) pour finalement se répercuter sur la dynamique des populations d'adultes, étape ultime du cycle biologique.

ABSTRACT. - Influence of pelagic and benthic, biotic and abiotic, stochastic and deterministic processes on the dynamics of auto-recruitment of coral reef fish: A review.

The term recruitment is widely used by marine ecologists because it allows to gather together biologists, chemical and physical oceanographers on a common problem. Various definitions are given for recruitment (halieutic, physiologic, ecologic definitions). In this review, recruitment is defined as the integration of juveniles into adult populations. Today, it is accepted that the size of adult populations of benthic marine organisms at oceanic larval phase is determined almost entirely by the intensity of recruitment. Its spatio-temporal variability is responsible for the variability of adult populations. However, a few studies have examined mechanisms responsible for this variability to know whether it depends on pelagic or benthic, stochastic or deterministic, biotic or abiotic processes.

This review provides information about the determinism of recruitment by studying the influence of these processes at a coral island scale and under the hypothesis of an autochthonous origin of larvae. Thus, we try to answer the following questions: what is the *(i)* temporal, *(ii)* spatial and *(iii)* intensity relationship between *(a)* the patterns of reproduction and of colonisation (pelagic phase), and between *(b)* the patterns of colonisation and of recruitment (benthic phase) ?

The relative influence of different processes studied such as oceanic currents, larval growth, density-dependent or independent of benthic predation on fish dynamics is specific of each studied question. But, all these processes act with a more or less important impact on one stage of life cycle of coral reef fish (pelagic or benthic phase, reproduction, colonisation or settlement phase) to finally influence the dynamic of adult populations. Nevertheless, it is difficult to propose which process influences the more the dynamic of recruitment. Indeed, studies suggested that 10^5 eggs give 100 larvae at colonisation and 10 juveniles at recruitment. The pelagic processes such as currents or larval growth have probably a more important impact than the benthic processes such as metamorphosis or reef predation. Nevertheless, the benthic processes are the last to act on adult stocks. A density-dependent benthic process such as competition for space could inhibit the influence of pelagic processes on the dynamic of recruitment.

Finally, we suggest that the number of juveniles integrating adult populations depends mainly on three benthic processes: larval flux, density-dependent mortality and density-independent mortality. Their influence depends on the success of colonisation, itself depending on oceanic processes and on success of reproduction. Yet, the success of reproduction is influenced by environmental conditions. If a stress happens during the reproduction, then the level of cortisol (hormone) increases in eggs. A too high concentration of cortisol induces a malformation of eggs and therefore of larvae. This will induce a less recruitment rate. Overall, the success of one ontogenic stage depends on the success of the others.

Key words. - Coral reef fish - Recruitment - Autochthonous origin - Egg-larvae-juvenile relationship - Pelagic and benthic processes.

---

(1) École pratique des hautes Études, UMR CNRS 8046, Université de Perpignan, 52 avenue de Villeneuve, 66860 Perpignan, FRANCE. [lecchini@univ-perp.fr]

(2) Centre de Recherches insulaires et Observatoire de l'Environnement, B.P. 1013, Papetoai, Moorea, POLYNÉSIE FRANCAISE. [galzin@univ-perp.fr]

Derrière la question majeure des écologistes marins sur l'origine et le maintien de la biodiversité dans les récifs coralliens (Johannes, 1975 ; Connell, 1978), une question à moindre échelle concerne le repeuplement des îles coralliennes. Le recrutement, défini comme l'intégration des juvéniles dans la population d'adultes (Sale, 1980 ; Shapiro, 1987 ; Vigliola et Harmelin-Vivien, 2001), est un des processus majeurs qui régule le stock des populations et la structure des communautés des écosystèmes marins (Doherty et Williams, 1988 ; Caley *et al*., 1996). Il est aujourd'hui largement accepté que la taille des populations adultes des organismes marins benthiques à phase larvaire planctonique est déterminée en majorité par l'intensité du recrutement (Jones, 1987 ; Doherty et Fowler, 1994a ; Schmitt et Holbrook, 1999). Sa variabilité spatio-temporelle chez les poissons coralliens (Doherty, 1983b ; Holbrook *et al*., 2002) est pour partie responsable de celle de la structure des populations d'adultes (Sale, 1978 ; Sale *et al*., 1980 ; Galzin 1987a, 1987b). Cette variabilité du recrutement est démontrée à différentes échelles spatiales (10^1 - 10^5 m) et temporelles (heures, jours et années) (Fowler *et al*., 1992 ; Planes *et al*., 1993 ; Laegdsgaard et Johnson, 2001 ; Schmitt et Holbrook, 2002). Cependant, peu d'auteurs (Milicich *et al*., 1992 ; Milicich et Doherty, 1994 ; Levin, 1996) ont étudié les mécanismes responsables de cette variabilité dans le but de savoir si ces fluctuations dépendent principalement de processus stochastiques (processus physiques océaniques tels que les courants) ou déterministes (processus biologiques tels que la croissance et la mortalité des larves et des juvéniles). La connaissance de ces processus stochastiques et déterministes, biotiques et abiotiques, agissant dans l'océan (processus pélagiques) et dans le lagon (processus benthiques), devrait permettre d'expliquer et de prédire les fluctuations des populations, ainsi que les changements dans la structure des communautés de poissons. Elle devrait permettre ainsi une meilleure gestion des lagons coralliens, comme en Nouvelle Calédonie où des études récentes ont été entreprises pour estimer le stock de poissons (Kulbicki *et al*., 2000 ; Labrosse *et al*., 2000 ; Letourneur *et al*., 2000a, 2000b).

Actuellement, seuls quelques articles (Williams, 1986 ; Doherty, 1987b ; Doherty et Williams, 1988 ; Caley *et al*., 1996) synthétisent les différentes sources de variabilité du recrutement chez les poissons coralliens. Des synthèses identiques sont disponibles pour les macro-invertébrés (Olafsson *et al*., 1994) et les algues (Wright et Steinberg, 2001). Toutes ces synthèses sont cependant réalisées sur de larges échelles d'espace et de temps, avec comme objectif de savoir si le recrutement est similaire dans le temps et en intensité sur différentes îles, par exemple le long de la Grande Barrière de Corail (Doherty et Williams, 1988). De plus, dans ces travaux, l'importance relative des processus pélagiques et benthiques est étudiée sous l'hypothèse d'un allo-recrutement (origine allochtone des larves). L'origine allochtone des larves (retour des larves dans une île autre que parentale) ou autochtone (retour dans l'île parentale) constitue un paramètre important pour comprendre l'écologie des poissons. Un écosystème "ouvert" (origine allochtone) se caractérise par un découplage entre la reproduction locale de l'île et le recrutement des juvéniles (Caselle, 1999). Ce découplage a des conséquences sur les facteurs responsables de la variabilité du recrutement et, par conséquent, sur la gestion des ressources et sur la conservation de la biodiversité de l'île. Faut-il gérer les îles coralliennes, île par île (origine autochtone) ou par archipel (origine allochtone) ? De récents travaux ont suggéré l'hypothèse d'une origine autochtone des larves dans l'écosystème corallien (Jones *et al*., 1999 ; Cowen *et al*., 2000 ; Armsworth *et al*., 2001). Ces résultats, démontrés certes sur quelques espèces et sur quelques îles, modifient néanmoins la conception de l'étude du recrutement puisque les processus stochastiques, déterministes, biotiques et abiotiques n'ont pas le même impact sur la variabilité du recrutement, et donc sur la structure des communautés de poissons adultes, s'ils sont étudiés à l'échelle d'une île ou d'un archipel. Par exemple, les courants océaniques, qu'ils soient dispersifs ou tourbillonnaires (gyres), modifient complètement l'importance de ce processus comme source de variabilité du recrutement. Les courants dispersifs favorisent les échanges larvaires entre différentes îles et permettent une similarité temporelle du recrutement entre ces différentes îles. Les tourbillons océaniques retiennent les larves de poissons près des îles ce qui favorise la correspondance entre le nombre d'œufs émis et le stock de juvéniles au sein d'une même île. Le but de notre synthèse est donc d'étudier l'influence des processus pélagiques et benthiques sur la dynamique du recrutement des poissons coralliens à l'échelle d'une île corallienne. Pour connaître leur impact, nous essayons de répondre à la question suivante : quelle est la relation spatiale, temporelle et en intensité entre le type de ponte et celui du recrutement au sein d'une même île corallienne ?

Comme le soulignent Munro et Williams (1985), dans de telles études, il est impératif de distinguer l'influence des facteurs pélagiques de celle des facteurs benthiques. Nous analysons donc la variabilité du recrutement sous la forme de deux couplages : le couplage œufs/larves colonisantes (phase pélagique) et le couplage larves colonisantes/juvéniles (phase benthique). Avant d'étudier ces deux couplages, nous décrivons succinctement le cycle biologique des poissons coralliens dans la première partie de cette synthèse, puis nous justifions l'hypothèse de l'origine autochtone des larves dans la deuxième. Dans la troisième partie, nous répondons à la question : quelle est la relation spatiale, temporelle et en intensité entre le nombre d'œufs émis et le nombre de larves à la colonisation ? Dans la quatrième partie, nous répondons à la question : quelle est la relation

spatiale, temporelle et en intensité entre le nombre de larves à la colonisation et le nombre de juvéniles qui recrutent dans la population d'adultes ? Enfin, en conclusion, nous appliquons les différentes hypothèses émises lors de cette synthèse aux études de repeuplement des lagons coralliens qui sont aujourd'hui fortement dégradés, principalement par l'action anthropique.

CYCLE BIOLOGIQUE DES POISSONS CORALLIENS

La plupart des poissons de récifs coralliens possèdent un cycle de vie complexe (Fig. 1) avec une phase larvaire océanique et pélagique de quelques semaines à quelques mois, suivie d'une phase récifale relativement sédentaire pour les juvéniles et les adultes (Victor, 1991). Au moment de la reproduction, des produits génitaux ou des œufs sont expulsés vers l'océan où ils se développent en larves pélagiques. Celles-ci s'éloignent plus ou moins loin de leur aire natale grâce aux processus hydrodynamiques (Milicich, 1994) et/ou à une dispersion active (Stobutzki et Bellwood, 1994, 1997 ; Thorrold *et al*., 1994). Après cette phase océanique dispersive, les larves retournent vers le récif (d'origine ou non) pour continuer leur développement en juvéniles, puis en adultes. Ces larves colonisent le récif en traversant la crête récifale (phase de colonisation, Dufour et Galzin, 1993). Dans les heures ou les jours qui suivent cette colonisation, les larves se métamorphosent et deviennent des juvéniles adaptés au milieu récifal (Balon, 1999). Ces derniers sont exposés à un environnement complexe dans lequel ils doivent choisir leur habitat parmi les nombreux substrats potentiels, les compétiteurs tant intra- qu'interspécifiques et les prédateurs (phase d'installation, Planes *et al*., 1993). Cette phase est suivie par le recrutement qui correspond à l'apport de nouveaux individus dans la population d'adultes (Sale, 1980 ; Shapiro, 1987).

JUSTIFICATION DE L'ORIGINE AUTOCHTONE DES LARVES AU SEIN DES RÉCIFS CORALLIENS

Étant donné les échelles spatio-temporelles associées aux courants océaniques, l'existence d'une phase pélagique dans le cycle biologique des poissons a longtemps laissé supposer que la dispersion larvaire se faisait principalement à grande échelle et au gré des courants (Brogan, 1994 ; Danilowicz, 1997). Par exemple, Kokita et Omori (1999) mettent en évidence des migrations de larves de *Sebastes thompsoni* sur une distance de 400 km. Cette forte disper-

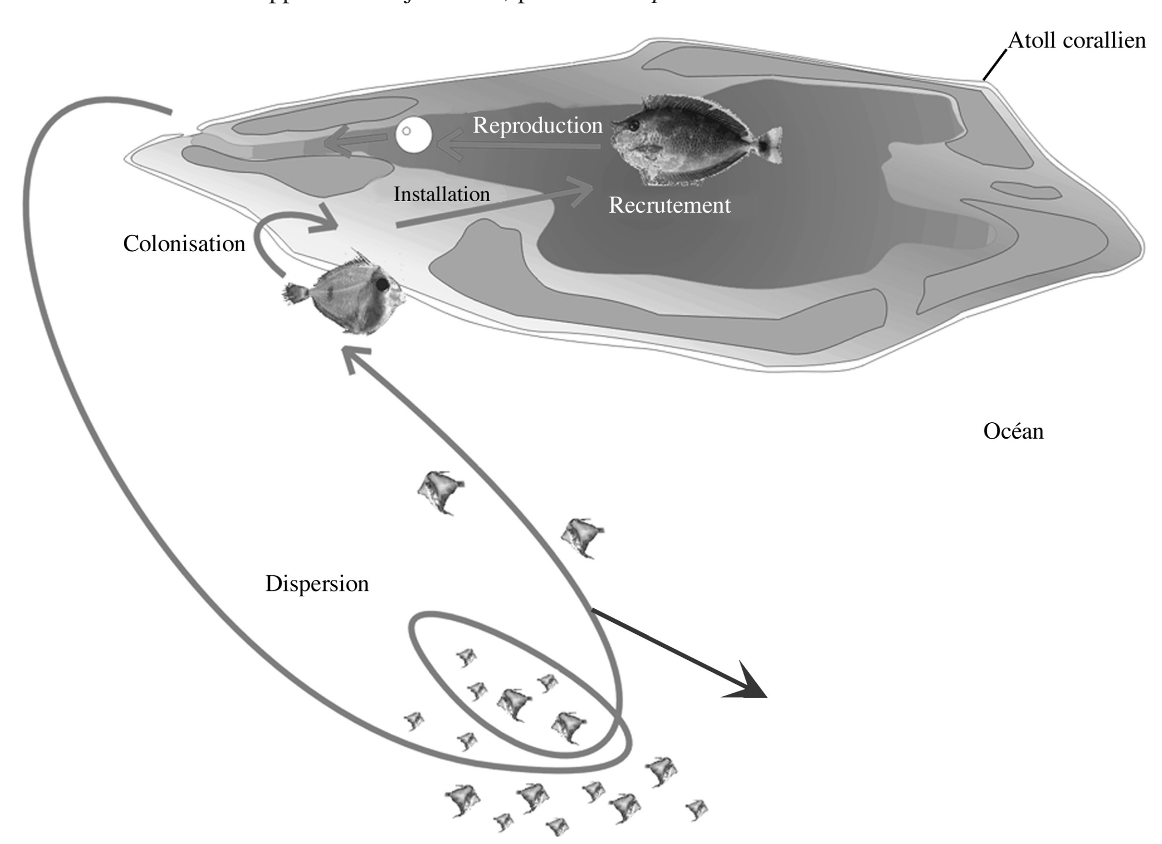


Figure 1. - Cycle biologique des poissons coralliens à phase larvaire océanique. *[Life cycle of coral reef fish characterised by an oceanic larval stage.]*

sion est rendue possible par l'association de ces larves avec des algues dérivant au gré des courants et par une durée de vie larvaire longue (comprise entre 3 et 4 mois). Cependant, des études récentes démontrent qu'une dispersion géographiquement restreinte des larves serait au contraire le cas prépondérant. Par exemple, Black *et al*. (1991), Black (1993) puis Cowen *et al*. (2000) simulent la dispersion larvaire respectivement autour d'îles de la Grande Barrière de Corail et des Caraïbes. Ces simulations, fondées sur des modèles dynamiques, intègrent de nombreux paramètres : fécondité des géniteurs, concentrations larvaires, courantologie horizontale et verticale, locale et régionale, influence du marnage, mortalité et diffusion (ou dilution) larvaire dans la masse océanique lors du transport. Mais, ces modèles ne tiennent pas compte des capacités natatoires des larves qui ne sont pourtant pas négligeables (Leis et McCormick, 2002). C'est la raison pour laquelle Armsworth *et al*. (2001) favorisent davantage la composante biologique de la dispersion larvaire. Ils intègrent en plus des éléments physiques, la capacité natatoire, la durée de vie et la mortalité larvaire dans leur modèle. Toutes ces études montrent que la rétention locale des larves près des îles parentales est le mécanisme le plus probable. De plus, Jones *et al*. (1999) démontrent de manière très directe l'origine autochtone des larves. Pendant trois mois, près de 10 millions d'œufs de *Pomacentrus amboinensis* ont été marqués à la tétracycline (fluoromarqueur des pièces calcifiées dans les otolithes). Les larves correspondantes ont été lâchées autour de Lizard Island (Australie) et des pièges lumineux ont ensuite été déployés pour capturer les larves colonisantes. Les auteurs estiment que 60% des larves colonisantes sont originaires de l'île, démontrant ainsi l'origine autochtone des larves. Enfin, les travaux en génétique des populations parviennent également à la même conclusion. Il est observé, chez *Acanthurus triostegus*, des différences génétiques entre les populations de Tahiti et de Moorea (deux îles de Polynésie française), pourtant seulement distantes d'une vingtaine de kilomètres (Planes, 1993 ; Planes *et al*., 1996). D'autres différences significatives entre populations, mises en évidence à la fois à l'aide des structures démographiques et génétiques (allozymes), ont permis de rejeter l'hypothèse d'échanges larvaires suffisamment importants entre les îles pour homogénéiser les structures démographiques et génétiques (Jones *et al*., 1999 ; Swearer *et al*., 1999).

À la suite de l'analyse de ces différents travaux, nous pouvons supposer que la dynamique des populations de poissons coralliens est régulée principalement par l'autorecrutement. Néanmoins, certaines espèces développent à l'état larvaire des stratégies (durée de vie larvaire accrue, expansions épidermiques favorisant la dispersion par les courants) qui favorisent l'origine allochtone. De plus, l'auto- ou l'allorecrutement ne contrôlent jamais à 100% la dynamique d'une espèce. Nous émettons ainsi l'hypothèse que l'autorecrutement est majoritaire dans les îles coralliennes, mais l'allorecrutement assure néanmoins la cohésion des populations, populations regroupées en métapopulation. Dans cette métapopulation, les populations sont interconnectées, mais les flux larvaires sont aléatoires dans le temps et dans l'espace, et insuffisants pour homogénéiser les structures démographiques et génétiques. Cette hypothèse rejoint le concept du modèle en îles proposé par Wright (1931). De plus, elle s'appuie sur les conclusions d'un récent travail de notre équipe sur l'influence des caractéristiques biologiques et historiques des espèces de poissons coralliens sur la structuration des métapopulations en milieu fragmenté insulaire (Fauvelot, 2002). Cependant, l'hypothèse d'un auto- ou d'un allorecrutement ne se fonde actuellement que sur quelques espèces. Il faudra dans l'avenir, valider ces hypothèses sur un plus grand nombre d'espèces et de zones échantillonnées. Cela permettra de savoir quelles sont les caractéristiques des larves (durée de vie, croissance, capacité natatoire) et du milieu (régime des courants, distances entre les îles) favorisant l'un des deux types de recrutement.

L'hypothèse de l'origine autochtone des larves étant appliquée à cette synthèse, nous pouvons supposer sans difficulté qu'une relation au sein d'une même île existe entre le nombre d'œufs émis et le nombre de juvéniles. Si aucun œuf n'est pondu, aucun juvénile ne pourra intégrer la population d'adultes. C'est à partir de cette relation que nous essayons d'expliquer le concept de variabilité du recrutement au sein d'une île. Cette relation peut se résumer dans la question suivante : quelle est la relation *(i)* temporelle, *(ii)* spatiale et *(iii)* en intensité *(a)* entre la stratégie de ponte et celle de colonisation (phase pélagique), et *(b)* entre la stratégie de colonisation et celle du recrutement (phase benthique) ?

COUPLAGE TEMPOREL, SPATIAL ET EN INTENSITÉ ENTRE LES TYPES DE REPRODUCTION ET DE COLONISATION

Le couplage entre le nombre d'œufs pondus et le nombre de larves colonisantes peut s'analyser sous forme de trois questions : si la ponte a lieu le jour "j", quelle est la date de colonisation ? Si la ponte a lieu sur la côte nord de l'île, la colonisation a-t-elle lieu préférentiellement sur cette dernière ? Si la ponte émet 10 000 ou 100 000 œufs, combien de larves colonisent l'île ?

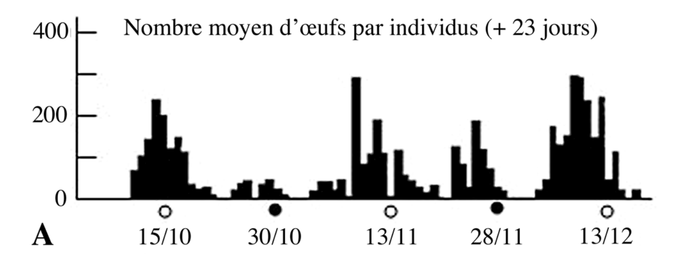
Couplage temporel entre les types de reproduction et de colonisation

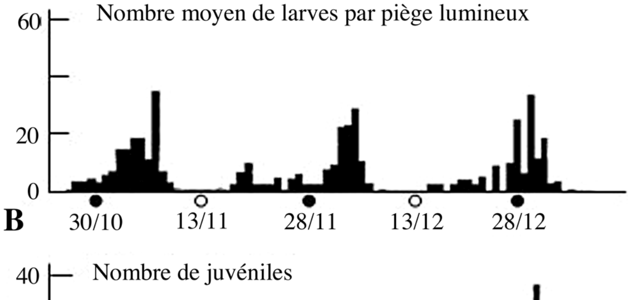
Deux modèles s'affrontent pour expliquer les variations temporelles dans la relation entre les œufs et les larves. Le premier postule que le type de colonisation est le reflet des événements reproducteurs (facteurs déterministes) qui se

sont produits en amont (Ochi, 1985 ; Meekan *et al*., 1993 ; Doherty *et al*., 1994). Le second postule que la variabilité de la colonisation résulte de l'influence de facteurs océaniques (facteurs stochastiques) qui sont dispersifs et irréguliers dans le temps (Victor, 1983, 1986a ; McFarland *et al*., 1985).

Différentes études démontrent la présence ou l'absence de ce couplage. Par exemple, Doherty (1991) suggère que les cycles semi-lunaires qu'il observe dans la reproduction de *Pomacentrus wardi* sur la Grande Barrière de Corail (Doherty, 1983a) peuvent expliquer la colonisation semi-lunaire de cette espèce, observée par Pitcher (1987). Néanmoins, dans cet exemple, les types de reproduction et de colonisation ne sont pas observés en même temps et par le même chercheur. McFarland *et al*. (1985) démontrent que le type de ponte en continu (sur une période donnée) ne peut pas expliquer la colonisation semi-lunaire d'*Haemulon flavolineatum*. Ce type de colonisation reflète davantage des variations irrégulières dans les courants qui deviennent favorables, à un instant donné, à la colonisation. Victor (1983, 1986a) appuie cette hypothèse sur l'espèce *Thalassoma bifasciatum* au Panama. Brothers et Mathews (1987), Shenker *et al*. (1993), Thorrold *et al*. (1994) et Letourneur *et al*. (1998) attribuent aussi la colonisation par pic des espèces d'*Epinephelus* à l'existence de vents favorables à la colonisation mais sporadiques dans l'année. À l'inverse, Meekan *et al*. (1993) démontrent que les types de reproduction et de colonisation de *Pomacentrus amboinensis* à Lizard Island (Australie) sont couplés temporellement (Fig. 2) malgré un changement dans le type de reproduction entre les deux années d'étude (reproduction en continu la première année et en pic la seconde). Enfin, Doherty *et al*. (1994) confirment l'existence d'un couplage temporel entre ces deux processus biologiques chez *Plectropomus leopardus*.

La liste des études démontrant la présence ou l'absence de ce couplage pourrait être longue. Leur analyse montre que cette divergence d'opinion provient essentiellement, d'une part, de l'espèce étudiée et, d'autre part, du lieu d'échantillonnage. Ainsi, la majorité des études qui mettent en évidence un couplage temporel, ont été réalisées sur des espèces à œufs démersaux (*Amphiprion clarkii* : Ochi, 1985 ; *Stegastes partitus* : Robertson *et al*., 1988 ; *Pomacentrus amboinensis* : Meekan *et al*., 1993). La présence ou l'absence de ce couplage s'explique alors par la durée de vie larvaire des espèces. Une durée courte (espèces à œufs démersaux) offre peu d'opportunité aux processus pélagiques dispersifs pour altérer le type de reproduction puisque ces larves restent proche de l'île, alors qu'une durée de vie plus longue (espèces à œufs pélagiques) favorise cette altération grâce à une aire de dispersion plus étendue. L'influence des processus stochastiques sur la dynamique des populations de poissons, dépend donc initialement de la durée de la vie larvaire (processus déterministe) pour une île donnée. Cependant, l'impact de ce processus déterministe sur le rôle ou non des processus stochastiques dans la dynamique, varie selon la localisation de l'étude et en particulier, selon les courants qui entourent l'île. Par exemple, sur One Tree Island, Doherty (1980) démontre l'absence de couplage alors que sur Lizard Island, Meekan *et al*. (1993) le démontrent sur la même espèce. One Tree Island et Lizard Island sont deux îles de la Grande Barrière de Corail, mais Lizard Island se situe dans une région où les îles sont plus nombreuses et plus rapprochées et où la largeur de la Grande Barrière de Corail est petite ce qui favorise davantage la présence de courants de rétention comme les gyres qu'à One Tree Island (Frith *et al*., 1986). Finalement, une manière de vérifier si ce couplage temporel existe, serait d'utiliser la méthode du filet de crête (Dufour et Galzin, 1993) et d'analyser simultanément, sur différentes îles de Polynésie française, la durée de





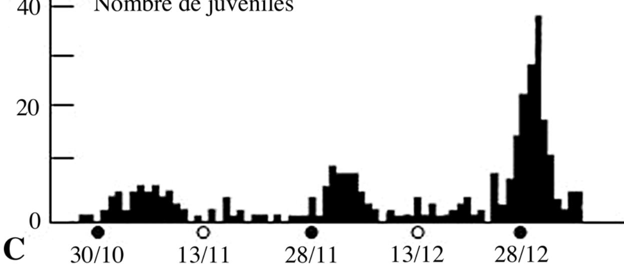


Figure 2. - Mise en évidence du couplage temporel entre les périodes de ponte et de colonisation par des données journalières de ponte (**A**), de captures de larves aux pièges lumineux (**B**) et de colonisation par rétro-calcul avec les stries journalières présentes sur les otolithes (**C**) de *Pomacentrus amboinensis* durant l'été 1988-89 à Lizard Island (Australie). Les cercles vides représentent la nouvelle lune et les cercles pleins, la pleine lune (Meekan *et al*., 1993). *[Highlight of temporal relationship between the patterns of spawning and of colonisation by daily records of spawning (**A**), light traps catches (**B**) and back calculated of daily otolith microstructure (**C**) of damselfish,* Pomacentrus amboinensis *during the 1988-89 summer at Lizard Island (Australia). Filled circles represent new moons; hollow circles, full moons (Meekan* et al*., 1993).]*

vie larvaire sur une longue période (1 an ou plus) pour toutes les espèces de larves colonisantes. Si pour une espèce, sur une durée d'au moins un an et sur les différentes îles étudiées (dont les larves de cette espèce auront été soumises à différents régimes de courants), la durée de vie larvaire est la même (pas de plasticité larvaire), alors ce résultat démontrerait l'existence d'un couplage temporel entre la reproduction et la colonisation, et le rôle des processus déterministes sur la dynamique de l'espèce. En revanche, si cette durée est variable dans le temps et dans l'espace, alors l'absence ou la présence de ce couplage dépendrait essentiellement des conditions environnementales (processus stochastiques) que rencontre la larve dans l'océan. Une telle étude permettrait ainsi de connaître l'influence relative des facteurs stochastiques (courants dispersifs) et déterministes (durée de vie larvaire, gyre) sur ce couplage temporel entre les œufs et les larves, et donc sur la structure des communautés de poissons adultes.

Couplage spatial entre les types de reproduction et de colonisation

L'existence d'une relation spatiale entre les types de reproduction et de colonisation sur une île donnée implique une correspondance entre le lieu de la reproduction, ou plus exactement de l'expulsion des œufs par les passes, et celui de la colonisation. Les larves issues d'œufs émis sur la côte nord de l'île, coloniseront-elles préférentiellement la côte nord ? L'existence d'une telle relation impliquerait que les populations d'adultes émettent une ou plusieurs substances chimiques qui soient exportables dans l'océan, spécifiques à chaque espèce et surtout reconnaissables par les larves colonisantes quelle que soit la côte d'arrivée près de l'île. Pour l'instant, aucune étude n'a tenté d'apporter des preuves de cette hypothèse. En outre, les résultats de certaines études sur la distribution des larves à la colonisation pourraient valider l'absence de ce couplage. Dufour *et al.* (1996) démontrent que le flux larvaire de poissons à la colonisation est homogène sur l'ensemble des côtes de l'île de Moorea (60 km de linéaire côtier). D'autres études (Doherty, 1987b ; Milicich *et al.*, 1992 ; Thorrold *et al.*, 1994) démontrent que les larves de poissons forment des bancs océaniques homogènes sur des distances de l'ordre d'une dizaine de kilomètres. Finalement, que le flux larvaire se caractérise ou non par une variabilité spatiale entre les différents sites de colonisation d'une île, il semble difficile d'admettre que cette variabilité soit liée à une quelconque correspondance avec les lieux d'expulsion des œufs hors du lagon. Cette variabilité spatiale du flux larvaire à la colonisation pourrait s'expliquer par la courantologie locale autour de l'île et par la taille du banc larvaire à la colonisation. Une question intéressante à résoudre est de savoir si la taille du banc larvaire à la colonisation reflète celle du banc dans l'océan ou correspond à un étalement de celui-ci le long de la pente externe, juste avant de coloniser le lagon. Cette connaissance de la taille du banc dans l'océan permettrait de mieux comprendre la manière dont se dispersent les larves dans l'océan et l'impact que peuvent avoir les courants sur leur aire de dispersion. Si la taille du banc est de 10 km, alors l'aire de dispersion suivra les grands courants marins qui sont connus et relativement constants au cours des saisons. Par contre, si la taille est de l'ordre du kilomètre, alors la courantologie locale qui entoure les îles et l'existence sporadique de courants secondaires vont influencer l'aire de dispersion puisque ces courants sont très variables dans le temps et dans l'espace. Cette dispersion océanique des larves est actuellement la "boîte noire" du cycle biologique des poissons puisque pour 10^5 œufs émis, seules 100 larves colonisent l'île (Doherty, 1983b).

Couplage en intensité entre les types de reproduction et de colonisation

Après avoir étudié la variation spatio-temporelle dans la relation entre les types de reproduction et de colonisation, il faut maintenant connaître quelle est la relation en intensité entre ces deux types. Si 100, 1000 ou 10 000 œufs sont émis, combien de larves colonisent le récif ? Il faut donc résoudre l'épineux problème d'une mortalité larvaire densité-dépendante (*i.e.*, le taux de mortalité larvaire varie avec la densité d'œufs émis) ou densité-indépendante (*i.e.*, le taux de mortalité est indépendant du nombre d'œufs émis).

À la différence des études en milieu benthique, il est impossible de suivre la mortalité des poissons (du stade œuf au stade larve) durant toute la durée de la phase pélagique. Des modèles de simulation non vérifiables à l'heure actuelle par des études *in situ*, sont donc utilisés. Ces modèles estiment la moyenne et la variance du nombre de larves en fonction de la quantité d'œufs émis. Ricker (1954) et Beverton et Holt (1957) ont établi les premiers modèles. Dans ces modèles, les processus océaniques compensatoires régulent la relation en intensité entre les œufs et les larves. Un processus compensatoire agit sur le taux de mortalité des individus d'une population (mortalité densité-dépendante) afin de maintenir une taille de population constante lorsque celle-ci est soumise à différentes conditions environnementales (facteurs stochastiques) qui tendraient à augmenter ou à réduire la taille de cette population (Forgaty *et al.*, 1991). Ces processus déterministes compensatoires peuvent être les taux de croissance larvaire, de maturité, de fécondité, de cannibalisme et de prédation (Shepherd et Cushing, 1980 ; Beyer, 1989). Les modèles compensatoires peuvent ainsi expliquer la stabilité et la résilience des populations soumises à des perturbations naturelles ou anthropiques (Goreau, 1969 ; Johannes, 1975). À l'opposé de ces modèles, un modèle stochastique sans processus compensatoire est sou-

vent proposé (Rothschild *et al*., 1989 ; Fogarty, 1993). Il se caractérise par une mortalité densité-indépendante.

L'équation du modèle stochastique peut s'écrire :

$$Nt = No.e^{-\mu t}$$

où Nt est le nombre de larves, No le nombre d'œufs émis, t la durée de la phase pélagique et μ le taux de mortalité densité-indépendante.

Ce modèle décrit une fonction monotone strictement croissante entre les nombres d'œufs et de larves (Fig. 3A). Les modèles de Ricker (Fig. 3B) et de Berveton et Holt (Fig. 3C) peuvent être considérés comme des extensions du modèle stochastique dans lequel une source de mortalité compensatoire est introduite.

Dans le modèle de Ricker, l'équation est :

$$Nt = No.e^{-\mu(1 + No/k)t}$$

où k = μ/β, β représentant le taux de mortalité densité-dépendante. Si No est plus grand que k, alors les processus compensatoires régulent la relation entre les œufs et les larves.

Le modèle de Beverton et Holt s'écrit :

$$Nt = (1/No).e^{\mu t} + [(1/k).(e^{\mu t} - 1)]$$

La différence entre les deux modèles compensatoires provient de la fonction de mortalité qui augmente avec le nombre initial d'œufs dans le modèle de Ricker, alors que dans celui de Beverton et Holt, elle augmente avec le nombre d'individus présents à chaque instant dans la cohorte larvaire.

Deux hypothèses s'opposent pour savoir quels facteurs déterminent l'ordre de grandeur de μ et β durant la phase pélagique des larves. La première suppose que la forte mortalité larvaire est déterminée principalement par le succès de la première prise de nourriture (Hjort, 1914), période se situant immédiatement après la résorption du sac vitellin. La réduction de la population larvaire est ainsi concentrée sur une courte période pendant laquelle la présence de proies adaptées à des larves qui viennent d'éclore, est primordiale. Cette hypothèse est admise par de nombreux chercheurs en milieu corallien ou tempéré (May, 1974 ; Leggett, 1986 ; Anderson, 1988 ; Thorisson, 1994). Elle est aussi validée en eau douce par Crowder *et al*. (1986). La deuxième hypothèse, proie-prédateur (Cushing 1972, 1990), généralise l'hypothèse de Hjort (1914) à l'ensemble de la phase pélagique. La survie larvaire est liée à la présence de nourriture durant toute la phase pélagique des larves. Cette hypothèse est aussi admise par de nombreux chercheurs en milieu corallien ou tempéré (Ellertsen *et al*., 1989 ; Brander et Hurley, 1992 ; Myers *et al*., 1993 ; Leggett et Debois, 1994). À l'heure actuelle, aucune des deux hypothèses ne prédomine en raison de la difficulté à étudier les larves dans le milieu océanique.

Que les taux de mortalité (μ et β) soient déterminés par l'hypothèse d'une période critique et/ou d'une relation proie-prédateur, ces taux peuvent fluctuer selon les conditions environnementales que rencontrent les larves durant leur phase pélagique. Cette fluctuation correspond à la variance des taux de mortalité μ et β dans les modèles de simulation (Fig. 3). Cette variance peut tout d'abord augmenter avec une fécondité et une durée de vie larvaire accrues. Elle dépend aussi de la probabilité pour une larve de rencontrer dans l'océan, des proies de tailles adaptées et d'éviter le contact avec les prédateurs. Or, des événements

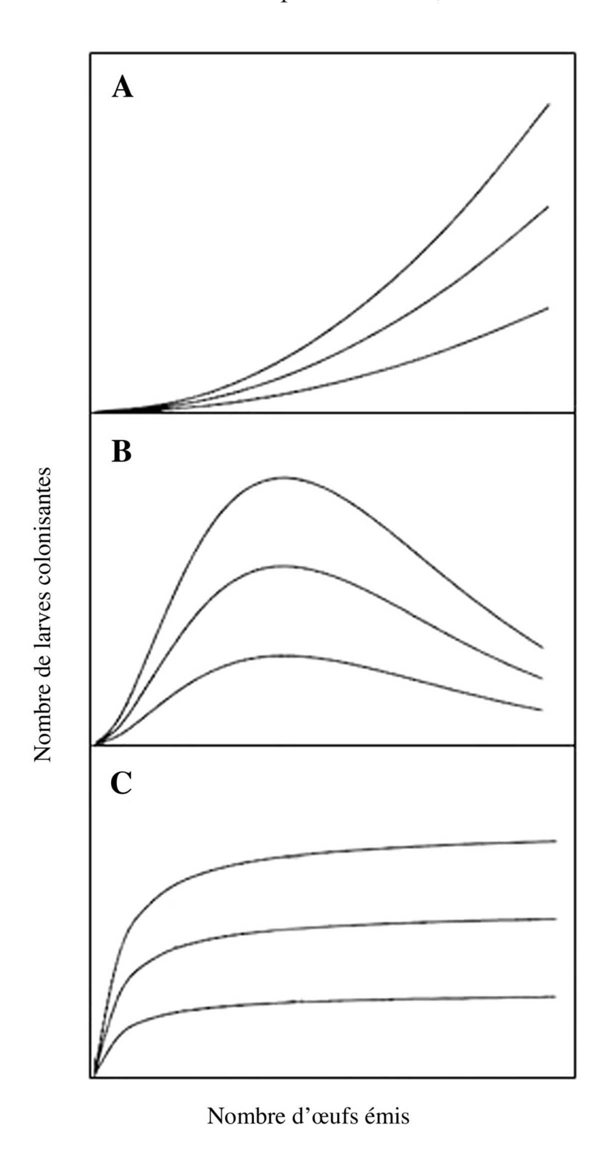


Figure 3. - Représentation des simulations des modèles stochastique (**A**), de Ricker (**B**) et de Beverton et Holt (**C**) entre le nombre d'œufs émis et le nombre de larves colonisantes. La courbe centrale de chaque modèle représente la moyenne du nombre de larves en fonction du nombre d'œufs émis. Les deux autres courbes expriment une variance de l'ordre de 10% (Forgaty, 1993). *[Examples of the stochastic (**A**), of the Ricker (**B**) and the Beverton and Holt (**C**) models generalised recruitment curves between the number of eggs and of larvae. The central curve of each pattern represents the mean of number of larvae according to the number of eggs emitted. The two other curves represent a variance of 10% (Forgaty, 1993).]*

océanologiques irréguliers dans le temps tels des tempêtes, peuvent modifier la distribution verticale des larves, de leurs proies et de leurs prédateurs (Peterman et Bradford, 1987 ; Rothschild *et al*., 1989). De plus, le transport occasionnel des larves loin de tout récif réduit la survie de la cohorte larvaire (Myers et Drinkwater, 1989). Tous ces facteurs océaniques sporadiques et irréguliers dans le temps, sont responsables de la forte variance des taux μ et β puisqu'ils modifient à leur gré, la relation entre les larves, leurs proies et leurs prédateurs. Mais il est difficile à l'heure actuelle de quantifier la part d'explication de chaque facteur pélagique biotique ou abiotique (courant, tempête, distribution verticale des larves et du plancton, croissance larvaire) dans la variation de ces taux puisque ces facteurs covarient (Crecco *et al*., 1986 ; Forgaty, 1993). Néanmoins, Forgaty (1993) estime qu'une variation de 10% dans la mortalité des larves pélagiques peut induire une variation de 130% dans le nombre de larves colonisantes. Ainsi, une faible variation dans la mortalité durant la phase pélagique induit une forte variation dans le nombre de larves colonisantes.

Essayer de valider l'un des trois modèles de simulation, l'une des deux hypothèses sur la détermination de l'ordre de grandeur des taux de mortalité, ou essayer d'extraire la part d'explication d'un facteur océanique dans la variance de la mortalité, restent actuellement difficile. Cette difficulté provient de la grande difficulté à suivre les œufs et les larves dans l'océan ou à élever ces larves pélagiques en aquarium. Nous ne pouvons qu'extrapoler des données acquises avec des traits de chalut dont la représentativité de l'échantillonnage reste encore à prouver. Cependant, les études sur cette phase pélagique doivent continuer à s'orienter sur deux axes : déterminer le type de mortalité larvaire (lequel des trois modèles de simulation s'applique à la dynamique larvaire) et connaître l'influence des facteurs océaniques dans la détermination de cette mortalité et des variances. Le premier axe doit s'étudier sur une île suffisamment isolée pour être sûr que l'autorecrutement est largement dominant. Ensuite, il faut essayer de quantifier le nombre d'œufs émis par une population et étudier la colonisation qui en résulte avec des filets de crête et des pièges lumineux afin d'estimer le rapport entre le nombre d'œufs émis et le nombre de larves colonisantes. En répétant cette analyse sur différentes cohortes larvaires, l'épineux problème d'une mortalité densité-dépendante ou indépendante pourra être en partie résolu. Ce couplage en intensité entre les types de reproduction et de colonisation est actuellement à l'étude (Juncker, données non publiées) à Wallis et Futuna (Océan Pacifique). Enfin, l'étude des facteurs océaniques ne pourra se poursuivre que par des progrès techniques réalisés dans le marquage et le suivi des œufs et des larves (marquage fluorescent, technique acoustique de suivi). Sans un suivi régulier du poisson durant sa phase pélagique, la question de l'influence des différents facteurs restera difficile à résoudre.

Répondre aux différentes questions soulevées par cette synthèse sur le couplage temporel, spatial et en intensité entre les types de reproduction et de colonisation, permettrait théoriquement de repeupler efficacement les îles coralliennes et d'augmenter significativement le stock de poissons. En effet, Doherty (1983b) estime que 10^5 œufs émis donnent 100 larves à la colonisation et 10 juvéniles intégrant le stock d'adultes. Ainsi, connaître les facteurs déterministes et stochastiques, biotiques et abiotiques régulant la relation œufs/larves, est très "intéressant économiquement". Si nous savons par exemple, qu'une tempête réduit de 10% le stock de larves, peut-on cependant réduire l'impact de cette tempête sur le stock larvaire ? En revanche, si nous savons qu'une construction d'hôtel qui va nécessiter de dégrader le bord de plage (zone de refuge pour les poissons), va réduire de 10% le stock d'adultes, il est alors possible d'agir pour préserver le stock de poissons. Ainsi, même si la connaissance de la phase pélagique a un impact plus important sur la dynamique des poissons que celle de la phase benthique, l'Homme ne contrôlera sans doute jamais l'impact des facteurs océaniques sur la dynamique des populations d'adultes.

COUPLAGE ENTRE LES TYPES DE COLONISATION ET DE RECRUTEMENT AU SEIN D'UNE MÊME ÎLE CORALLIENNE

Couplage temporel entre les types de colonisation et de recrutement

La colonisation larvaire est un processus principalement nocturne (Dufour et Galzin, 1993). Après la colonisation, les larves se métamorphosent plus ou moins rapidement pour être adaptées à leur nouvel environnement. Or, les juvéniles de poissons adoptent généralement le mode de vie des adultes, en particulier pour leur rythme d'activité qui est souvent diurne (Galzin, 1987b). Ainsi, durant la nuit, les adultes et les juvéniles de Scaridae font un nid de mucus et beaucoup de Labridae s'enterrent dans le sable (Hobson, 1965). Ces juvéniles ont un rythme d'activité uniquement diurne. Pourtant, toutes les larves de ces deux familles colonisent la crête récifale uniquement la nuit et préférentiellement les nuits sans lune (Dufour et Galzin, 1993). En quelques jours, ces larves doivent passer d'une activité nocturne à une activité diurne. Ce changement de rythme ne correspond pas forcément à la fin de la métamorphose. Par exemple, *Acanthurus triostegus* qui se métamorphose jusqu'au 9ème jour suivant la colonisation (McCormick, 1999), adopte le rythme diurne des juvéniles dès le premier jour de vie benthique. Il est à noter que les larves de certaines espèces pourraient acquérir une activité diurne les quelques jours précédant la colonisation. La question du couplage temporel entre les types de colonisation et de recrutement n'a jamais été encore résolue.

Une explication possible de cette absence de réponse en milieu corallien, alors que de nombreux auteurs font part de ce manque de connaissance (Marliave, 1977 ; Holbrook et Schmitt, 1997 ; Sponaugle et Cowen, 1997 ; Booth, 2002), est liée aux îles étudiées et surtout aux outils expérimentaux mis à la disposition des chercheurs. La majorité des îles étudiées sont des îles à fort marnage (2 m à Lizard Island, par exemple). Ce marnage empêche la mise en place de filets au niveau de la crête récifale, lieu de passage des larves à la colonisation. D'autres méthodes sont donc utilisées pour étudier ce flux larvaire à la colonisation. Dans la colonne d'eau, des filets sont tirés (Leis, 1991 ; Thorrold *et al*., 1994) ou des pièges lumineux (Doherty, 1987a ; Milicich *et al*., 1992) sont utilisés. Près du récif où les filets sont difficiles à manœuvrer, des comptages visuels sont réalisés (Williams, 1983 ; Doherty et Williams, 1988). Cependant, toutes ces techniques ne permettent pas d'observer les larves au moment précis de la colonisation. Ces méthodes se situent juste avant ou juste après la phase de colonisation. De plus, certaines techniques comme les pièges lumineux, sont sélectives (les pièges lumineux n'attirent que les espèces à phototropisme positif). Les chercheurs ne sont donc jamais sûrs que les larves capturées n'étaient pas déjà présentes dans le lagon. Ce problème d'outils d'étude fait dire à Caley *et al*. (1996) dans leur synthèse sur le recrutement : "Larval supply and subsequent recruitment are difficult to measure due to problems of defining the number of larvae capable of settling at a particular place and time, and of counting small and/or cryptic individuals." En Polynésie française, et plus particulièrement dans les îles de l'Archipel de la Société, le marnage est très faible (30 cm) ce qui a permis à Dufour et Galzin (1993) de placer un filet sur la crête récifale de Moorea. Cette méthode permet de capturer les larves provenant du flux d'eau océanique pénétrant dans le lagon. Comparé aux autres méthodes, le filet de crête présente deux avantages : *(i)* les larves sont capturées au moment précis de la colonisation ce qui permet une meilleure estimation de l'apport larvaire et *(ii)* la turbulence de la zone de déferlement des vagues réduit le potentiel d'évitement des filets ce qui permet une pêche non sélective et de meilleure efficacité. Seule, l'utilisation des filets de crête peut permettre de résoudre ce problème du couplage temporel. Une étude en cours (Lecchini, données non publiées) essaie de répondre aux questions suivantes : combien de temps une larve met-elle pour intégrer l'habitat des juvéniles de son espèce ? Cette larve s'arrête-t-elle sur un lieu de pré-installation ? L'intégration dans l'habitat des juvéniles immédiatement après la colonisation ou décalée de quelques jours (phase de pré-installation) peut-elle expliquer les fortes variations de mortalité observées entre les espèces de juvéniles ? En effet, Sano (1997) observe des variations de mortalité entre 6 et 92% selon l'espèce de Gobiidae étudiée. Quels facteurs stochastiques ou déterministes, biotiques ou abiotiques, déterminent le modèle d'intégration ? Ces modèles d'intégration sont-ils à mettre en relation avec une métamorphose plus ou moins rapide des larves, avec la localisation des juvéniles dans le lagon, avec le régime de courant lagonaire, avec la distance entre la crête récifale et le rivage, zone de refuge pour les juvéniles ? Cette phase de transition située juste après la colonisation, constitue la "boîte noire" de la phase benthique du cycle biologique des poissons coralliens. Elle pourrait expliquer en partie, la forte mortalité que subissent les juvéniles lors des premiers jours qui suivent la colonisation (Letourneur *et al*., 1998 ; Doherty *et al*., 2003).

Couplage spatial entre les types de colonisation et de recrutement

L'absence de correspondance spatiale entre les types de colonisation et de recrutement est validée par de nombreuses études. En effet, des études démontrent que la colonisation est homogène sur une dizaine de kilomètres (Williams, 1986 ; Doherty et Williams, 1988), voire sur une île entière comme à Moorea (Dufour *et al*., 1996), alors que les études sur la répartition spatiale des juvéniles montrent que le recrutement est hétérogène au sein d'un même lagon (Planes *et al*., 1993 ; Holbrook *et al*., 2002 ; Schmitt et Holbrook, 2002). Cette hétérogénéité peut provenir, d'une part, d'une mortalité par prédation (facteur stochastique biotique) différente selon la zone du récif (Carr et Hixon, 1995 ; Connell, 1997) et, d'autre part, de la stratégie d'installation (facteur déterministe biotique) spécifique à chaque espèce (Caselle et Warner, 1996 ; Ault et Johnson, 1998 ; Laegdsgaard et Johnson, 2001). Une telle spécificité des lieux d'installation suppose que les juvéniles déjà installés doivent attirer les larves sur ces lieux. Or, seuls Sweatman (1988) et Booth (1992) ont étudié cette attirance. Sweatman (1988) démontre que l'olfaction est responsable de l'attraction spécifique des larves. Cependant, dans son étude il ne travaille que sur l'olfaction de deux espèces (*Dascyllus aruanus* et *D. reticulatus*). Ce problème de l'attraction des larves colonisantes par les populations de juvéniles déjà installées, constitue un axe de recherche en cours de développement dans notre équipe (Lecchini, 2002) : comment les larves de poissons reconnaissent-elles de nuit leur lieu d'installation et surtout comment détectent-elles la présence de conspécifiques (individus de la même espèce) ? La même problématique se développe dans le milieu pélagique (Leis et McCormick, 2002) : comment les larves détectent-elles la présence d'une île à coloniser ?

Couplage en intensité entre les types de colonisation et de recrutement

Après avoir étudié la variation spatio-temporelle, il faut

résoudre le problème d'une mortalité benthique densité-dépendante ou indépendante (Fig. 4). Si 100, 1000 ou 10 000 larves colonisent le récif, combien de juvéniles intègrent la population d'adultes ?

Détecter les facteurs de densité-dépendance dans les populations de poissons marins est souvent difficile à cause de la forte variabilité de ces populations. Néanmoins, l'écosystème corallien est un excellent modèle pour explorer ces mécanismes de densité-dépendance car le stock de juvéniles de poissons peut être observé directement ou manipulé expérimentalement (Carr et Hixon, 1995 ; Hixon et Carr, 1997). Deux modèles exclusifs ont longtemps été admis pour expliquer la régulation des stocks de populations d'adultes :

Le premier modèle, dit de compétition, regroupe deux théories fondées sur une régulation du stock des populations d'adultes par la compétition entre les juvéniles pour l'habitat et la nourriture. La première, appuyée par les travaux de Sale (Sale, 1978 ; Sale *et al*., 1980 ; Sale et Douglas, 1984), suppose une présence en excès de larves dans le milieu récifal. C'est la loi du hasard ou du premier arrivant qui détermine les modalités du recrutement. L'espace limite la densité totale d'espèces écologiquement similaires et les abondances relatives de chaque espèce sont déterminées au hasard. C'est donc une compétition interspécifique pour une ressource et un espace communs. La seconde théorie repose également sur le principe d'un excès de larves, mais cette fois, les ressources et les espaces ne sont pas communs à toutes les espèces. L'abondance de chaque espèce est limitée par la disponibilité de la ressource particulière à cette espèce. C'est donc une compétition intraspécifique (Gladfelter *et al*., 1980). Pour que ce modèle soit validé et que la population soit considérée comme une entité stable et saturée (Jones, 1987 ; Mapstone et Fowler, 1988), il faut démontrer l'existence *i)* d'une mortalité densité-dépendante (Hixon, 1991 ; Sano, 1997 ; Letourneur *et al*., 1998 ; Menge, 2000) et *ii)* d'une compétition densité-dépendante pour les ressources limitantes (Ogden et Ebersole, 1981 ; Shima, 2002). Il faut souligner que la mise en évidence d'une mortalité densité-dépendante est nécessaire pour valider ce modèle, mais elle n'est pas suffisante (Mapstone et Fowler, 1988).

Le second modèle, dit de recrutement limitant, considère que la population de juvéniles est maintenue en dessous de sa capacité de charge maximale à cause d'un flux larvaire insuffisant pour saturer les ressources du milieu, en habitat et en nourriture (Williams, 1980 ; Doherty, 1981, 1983b; Durville *et al.,* 2002). Les abondances des différentes espèces sont alors limitées par l'apport larvaire. Pour que ce modèle soit validé et que la population soit considérée comme une entité à l'état de non équilibre (Jones, 1987 ; Mapstone et Fowler, 1988), il faut démontrer *i)* l'existence d'une mortalité densité-indépendante (Doherty, 1982 ; Victor, 1983, 1986c ; Doherty et Fowler, 1994a) qui suppose que la compétition et la prédation postcolonisation n'inhibent pas les variations dans l'apport larvaire, *ii)* que la diffé-

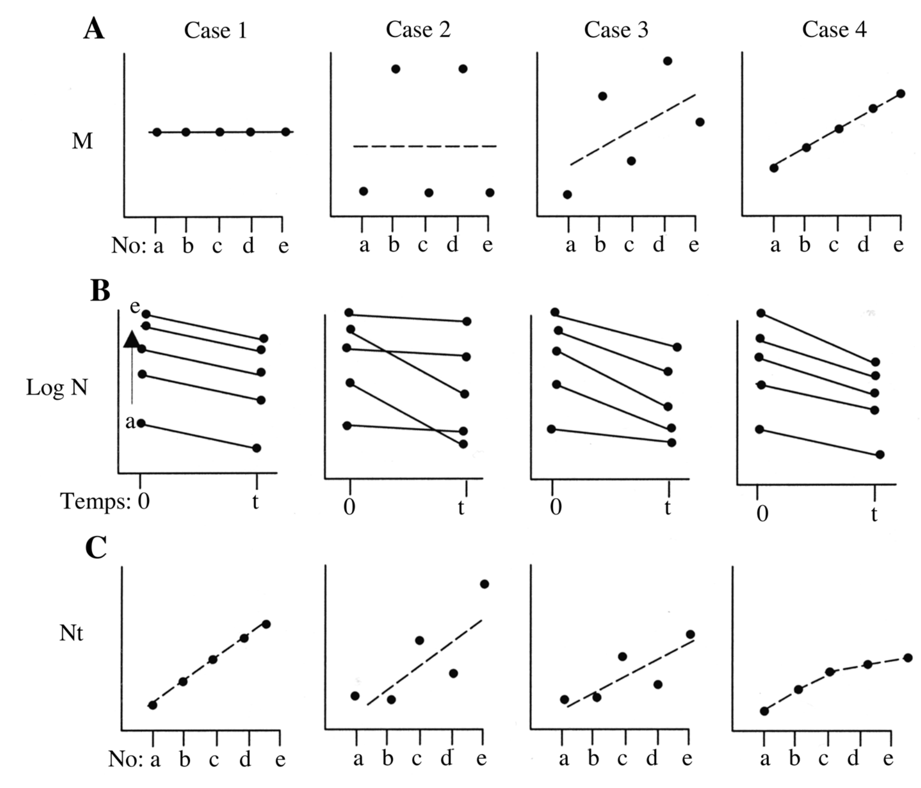


Figure 4. - Effets de la mortalité postcolonisation sur le stock des populations de juvéniles quand la mortalité est constante et densité-indépendante (case 1), variable et densité-indépendante (case 2), variable et densité-dépendante (case 3), et constante et densité-dépendante (case 4). Les figures **A** représentent l'évolution du taux de mortalité (M) en fonction de la densité initiale des larves (No: a,b,c,d,e). Les figures **B** montrent l'évolution du stock (en log) de juvéniles (N) en fonction du temps (t), et les figures **C** représentent la relation entre la densité des juvéniles à un temps t (Nt) en fonction de No (Caley *et al.,* 1996). *[The effect of post-colonisation mortality on local population dynamics of juveniles when mortality is constant and density-independent (case 1), variable and density-independent (case 2), variable and density-dependent (case 3), or constant and density-dependent (case 4). Following a fixed pattern of recruitment at time 0 (five cohorts of density a through e), we illustrate the patterns of,* ***A****, per capita mortality rate (M) as a function of recruitment density (No),* ***B****, the resulting survivorship curve of log N as a function of time from initial density at time to later densities of juveniles as time t, and* ***C****, densities of juveniles (Nt) as a function of No (Caley* et al., *1996).]*

rence de taille dans les différentes cohortes larvaires successives est préservée dans la structure démographique des populations d'adultes (Doherty et Williams, 1988 ; Doherty et Fowler, 1994b) et *iii)* l'existence d'une quantité de larves compétentes inférieure à la capacité des ressources alimentaires et à la disponibilité en refuges du milieu (Doherty, 1983b ; Victor, 1986c). Il faut souligner que la seconde condition peut être observée même si la mortalité est densité-dépendante (Caley *et al*., 1996). En outre, cette seconde condition est difficile à mettre en évidence sur les espèces à durée de vie longue à cause du chevauchement des générations (Warner et Chesson, 1985 ; Warner et Hughes, 1988). Enfin, détecter la présence d'une mortalité densité-dépendante ou indépendante n'est pas suffisant pour valider l'un des deux modèles. Il faut aussi connaître l'intensité de ces mortalités pour savoir si elles modifient ou non le type de colonisation et donc le type de recrutement (Menge, 2000). En effet, si la mortalité densité-dépendante est trop faible, alors les variations dans l'apport larvaire auront de l'importance dans les variations des populations d'adultes (Caley *et al*., 1996 ; Steele, 1997).

Actuellement, l'hypothèse qui semble être acceptée (Jones, 1990 ; Caselle, 1999 ; Schmitt et Holbrook, 1999 ; Shima, 1999 ; Lecchini et Galzin, 2003), est que selon la quantité de larves colonisant le récif, soit le modèle de recrutement limitant, soit le modèle de compétition régule le stock de populations d'adultes. Si cette quantité de larves est faible, alors le modèle de recrutement limitant régule le stock d'adultes. En revanche, si cette quantité de larves dépasse un certain seuil, alors le modèle de compétition s'applique (Fig. 5). Shulman et Ogden (1987) estiment que si la mortalité entre la colonisation et le recrutement est inférieure à 30% du flux larvaire, alors le modèle de recrutement limitant s'applique. Finalement, malgré de nombreux travaux effectués sur le couplage entre les types de colonisation et de recrutement, un point crucial reste à résoudre : savoir si en milieu naturel, le flux larvaire se positionne dans la partie croissante de ce couplage (mortalité densité-indépendante) ou dans la partie infléchie (mortalité densité-dépendante).

Deux hypothèses s'opposent pour savoir quels facteurs déterminent l'ordre de grandeur de la mortalité des juvéniles durant la phase benthique du cycle biologique. La première suppose que la forte mortalité postcolonisation est déterminée principalement par le succès de la métamorphose. La réduction du stock de juvéniles est ainsi concentrée sur une courte période (une dizaine de jours) pendant laquelle le bon déroulement de la métamorphose et l'évitement des prédateurs sont primordiaux. Différentes études axées sur le pourcentage de mortalité benthique au cours du temps, confirment l'existence d'une mortalité post-colonisation centrée sur cette période critique de la métamorphose. Par exemple, Aldenhoven (1986) estime la mortalité de *Centropyge bicolor* à 25% dans les cinq jours suivant la colonisation. Dufour *et al*. (1998) l'estiment sur un flux larvaire multispécifique, à 90% durant les 10 premiers jours. Doherty *et al*. (2003) estiment à 60% la mortalité de *Naso unicornis* durant le premier jour d'installation, puis cette mortalité reste constante à 13% par jour (sur les 15 jours de l'échantillonnage). Enfin, Victor (1986b) qui étudie la mortalité de *Thalassoma*

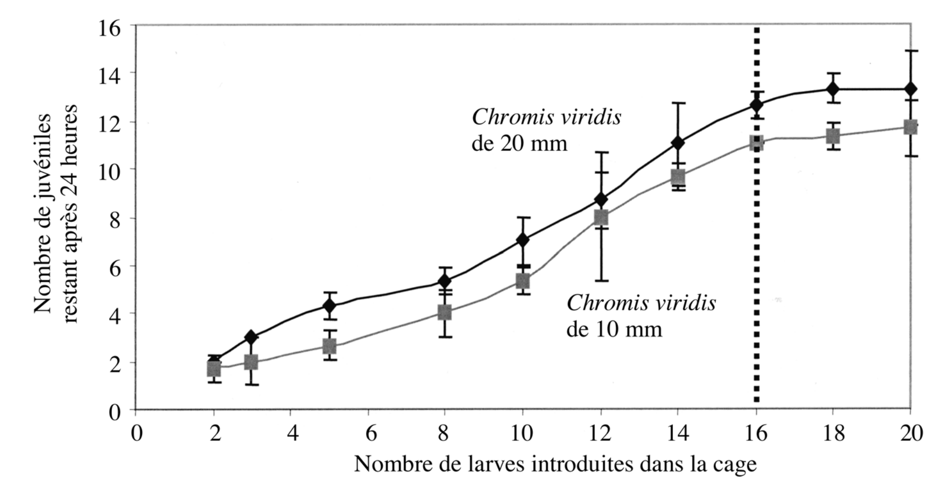


Figure 5. - Corrélation entre le nombre de larves colonisant le lagon et le nombre de juvéniles restant 24 h après. Expérience réalisée en cage (à Moorea) sur des *Chromis viridis* de 10 mm (3 jours de vie postcolonisation) et de 20 mm (16 jours de vie postcolonisation). La partie croissance de cette corrélation (jusqu'à 16 larves par habitat) traduit la présence d'une mortalité densité-indépendante, et le partie en plateau (de 16 à 20) traduit la présence d'une mortalité densité-dépendante (Lecchini et Galzin, 2003). *[Correlation between the number of larvae colonising the lagoon and the number of remaining juveniles 24 h after. Experiment realised in cage (at Moorea Island) on* Chromis viridis *of 10 mm (3 days of life post-colonisation) and of 20 mm (16 days of life post-colonisation). The growing part of this relationship (until 16 larvae by habitat) means a mortality density-independent, and the part in plateau (from 16 to 20) means a mortality density-dependent (Lecchini and Galzin, 2003).]*

bifasciatum sur 50 jours, confirme l'existence de cette forte mortalité centrée sur quelques jours (Fig. 6). Finalement, ces différentes études valident l'hypothèse d'une mortalité benthique centrée sur la période de la métamorphose. La deuxième hypothèse qui ne semble plus être d'actualité, suppose une mortalité constante durant toute la phase benthique du juvénile. Doherty et Fowler (1994a) montrent que la mortalité durant les quatre premières années de la vie du poisson (une fois la mortalité pélagique enlevée) est constante (27%). Ce résultat appuie la seconde hypothèse puisque selon la première, la mortalité postcolonisation doit être plus élevée durant la première année en raison de la métamorphose.

Le taux de mortalité des juvéniles peut fluctuer selon les conditions environnementales qu'ils rencontrent durant la phase benthique. Une première cause de cette variabilité est la prédation. Elle peut soit conserver, soit réduire la variabilité issue de la phase pélagique. Une prédation densité-indépendante conservera cette variabilité dans la structure démographique des populations d'adultes, alors qu'une prédation densité-dépendante la réduira (Mapstone et Fowler, 1988). L'importance relative de ces deux types de mortalité varie selon les saisons de colonisation (Kingsford, 1992 ; Menge *et al.*, 1994). Par exemple, Jones (1990) montre que dans une saison de forte colonisation, la mortalité densité-dépendante régule le stock d'adultes. Cependant, dans une saison de faible colonisation, c'est la mortalité densité-indépendante qui agit. Sano (1997) obtient le même résultat et conclut : "both recruitment and post-recruitment processes can influence the demography of demersal populations, and their relative importance can vary from year to year." Finalement, la présence d'une prédation densité-dépendante ou indépendante dépend essentiellement des fluctuations temporelles en intensité de l'apport larvaire. Ainsi, Shima (1999) étudie l'influence de l'apport larvaire, de la mortalité densité-dépendante et de la mortalité densité-indépendante sur le stock de juvéniles (Fig. 7). Son objectif est de connaître l'importance relative de ces trois facteurs en fonction du temps (3 saisons de colonisation) et de l'espace (plusieurs sites d'installation échantillonnés sur le récif frangeant et le récif barrière). Il montre que l'intensité de l'apport larvaire, dans le temps et dans l'espace, est le facteur principal qui contrôle le stock de juvéniles de *Thalassoma hardwicke*. Ainsi, selon lui, c'est la variabilité dans l'apport larvaire qui explique en grande partie la variabilité du recrutement. Il faut donc maintenant connaître les facteurs responsables de cette variabilité spatio-temporelle de l'intensité de l'apport larvaire sur une zone récifale donnée. La variabilité temporelle peut résulter, d'une part, de celle du type de reproduction et, d'autre part, de celle du couplage entre les nombres d'œufs et de larves (processus pélagiques). La variabilité spatiale de l'apport larvaire entre différents sites d'installation (pour une même espèce) situés le long d'un transect côte-crête récifale, peut provenir de la combinaison entre la dispersion au hasard des larves par les courants lagonaires et l'attraction sélective des larves par l'émission de substances chimiques issues des populations récifales installées. Ainsi, la probabilité qu'a une larve d'arriver sur un lieu d'installation adéquat, dépend principalement de la distance à parcourir entre la crête récifale et son lieu d'installation. Plus la distance est grande, plus les courants lagonaires rendent hasardeux le succès de l'installation. À l'inverse, un lieu d'installation situé juste derrière la crête, permet à la larve de détecter immédiatement les substances chimiques émises par les populations installées et de nager activement vers ce lieu. Il faut mentionner que les larves sont capables de nager activement dans le lagon (Leis et McCormick, 2002), mais elles peuvent aussi se laisser transporter par le courant jusqu'au moment où elles détectent ces substances attractives (pour les populations installées loin de la crête récifale).

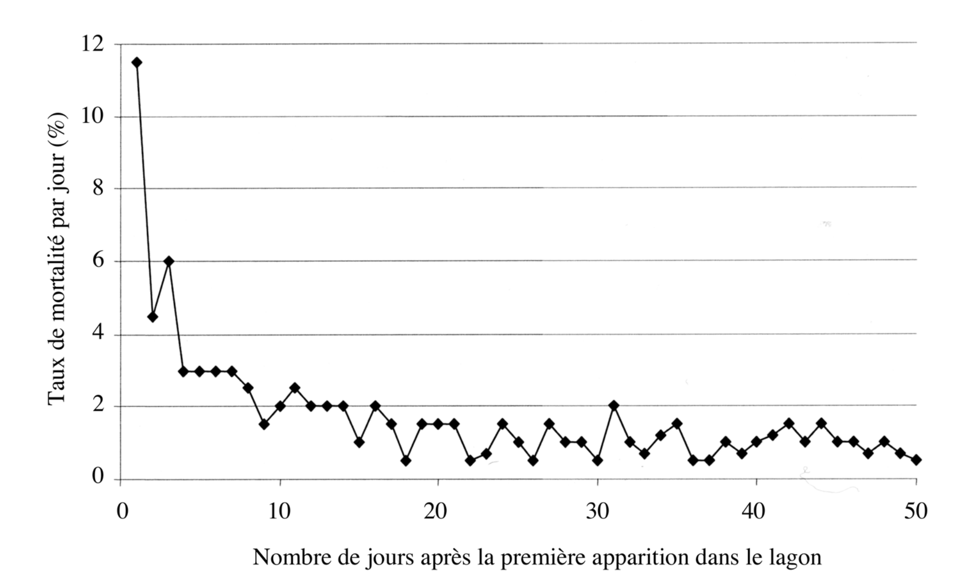


Figure 6. - Évolution du taux de mortalité des juvéniles de *Thalassoma bifasciatum* au Panama sur une période de 50 jours (Victor, 1986b). *[Pattern of mortality rates of juvenile* Thalassoma bifasciatum *in Panama during a period of 50 days (Victor, 1986b).]*

Connaître le type de nage de la larve après la colonisation constitue donc un axe de recherche à développer (Lecchini, données non publiées), en essayant de répondre aux questions suivantes : comment se fait le trajet de nuit de la crête récifale jusqu'au lieu d'installation ? Le trajet s'effectue-t-il en groupe ou en solitaire ? Quelle est la pression de prédation exercée sur ces larves au cours de leur trajet ? Même si Shima (1999) suggère que l'apport larvaire détermine en grande partie la variabilité du recrutement, la variabilité dans la mortalité a aussi de l'influence (Sano, 1997 ; Steele et Forrester, 2002). Les différences de mortalité observées entre différents peuplements de pâtés coralliens adjacents peuvent provenir de deux facteurs : la prédation (Carr et Hixon, 1995 ; Steele et Forrester, 2002) et/ou la ressource alimentaire (McCormick et Molony, 1992 ; Laegdsgaard et Johnson, 2001). Ces deux facteurs sont très variables dans le temps et dans l'espace. Par exemple, durant le trajet de nuit de la crête récifale jusqu'au lieu d'installation, cette différence de mortalité entre les espèces ou entre différentes cohortes larvaires est fonction de la probabilité qu'a la larve d'échapper à ces prédateurs (Sancho *et al.*, 1997). Une fois installée, la présence de proies propices à cette larve en cours de métamorphose et la présence ou l'absence des prédateurs invertébrés tels les crabes au sein du pâté corallien, constituent une deuxième source de variabilité (Levin, 1994 ; Sano, 1997). Enfin, la disponibilité en nourriture près du site d'installation sera déterminante tout au long de la phase benthique (Jones, 1986 ; Forrester, 1990).

Cette synthèse sur la relation en intensité entre les larves et les juvéniles nous permet de conclure que la variabilité du recrutement dépend de l'importance relative de l'apport larvaire, de la mortalité densité-dépendante et de la mortalité densité-indépendante. Ces trois facteurs sont eux-mêmes soumis à une certaine variabilité qui peut influencer leur importance relative comme source de variabilité du recrutement. Tous ces facteurs benthiques permettent ainsi d'observer une double variabilité dans la relation entre les larves et les juvéniles. La première agit sur le taux de mortalité et la seconde agit sur la valeur seuil qui détermine soit le modèle de recrutement, soit le modèle de compétition. Cependant, il est regrettable que la majorité des études sur cette notion de variabilité du recrutement, soient des études n'intégrant qu'un ou deux facteurs (Steele, 1997 ; Caselle, 1999 ; Schmitt et Holbrook, 1999) puisqu'en fonction des facteurs pris en considération (apport larvaire, ressource en habitat ou mortalité), soit le modèle de recrutement, soit le modèle de compétition est validé (Shima, 2001). Nous suggérons l'utilisation dans l'avenir, d'études multifactorielles.

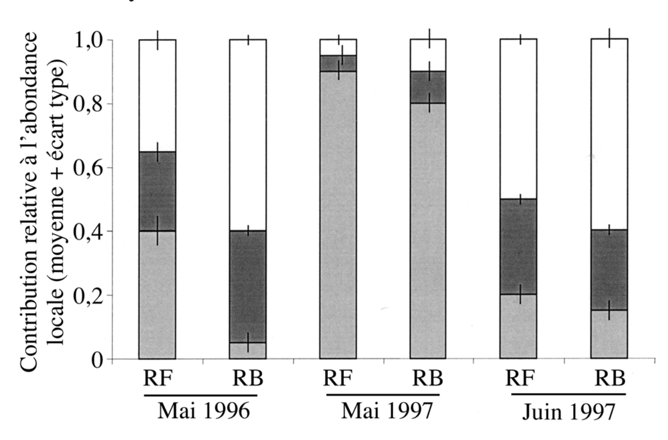


Figure 7. - Importance relative de l'apport larvaire (gris clair), de la mortalité densité-indépendante (gris foncé) et de la mortalité densité-dépendante (blanc) sur la régulation du stock de juvéniles de *Thalassoma hardwicke* après 90 jours. L'importance relative de ces trois facteurs varie dans le temps et dans l'espace entre des sites échantillonnés sur le récif frangeant (RF) et sur le récif barrière (RB) de l'île de Moorea (Shima, 1999). *[Relative importance of primary recruitment limitation (clear grey), density-independent mortality (dark grey), and density-dependent mortality (white) that contribute to mean juvenile wrasse (*Thalassoma hardwicke*) abundance after 90 days. Relative importance of processes varied through time, and across shore zones of fringing reef (RF) and of barrier reef (RB) at Moorea Island (Shima, 1999).]*

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Connaître l'influence des processus pélagiques et benthiques sur la dynamique du recrutement des poissons coralliens a nécessité de répondre à six questions : quelle est la relation temporelle, spatiale et en intensité entre les nombres d'œufs émis et de larves colonisantes (phase pélagique) et entre les nombres de larves colonisantes et de juvéniles qui intègrent la population d'adultes (phase benthique) ? Cette multiplicité des questions est rendue obligatoire par les caractéristiques du cycle biologique des poissons coralliens qui peut se découper en différents compartiments distincts (pélagique et benthique ou reproduction, colonisation et recrutement). Ainsi, au cours de cette synthèse, nous avons apporté des éléments de réponse sur l'importance des processus pélagiques et benthiques, déterministes et stochastiques, biotiques et abiotiques à chacune de ces questions. Néanmoins, il est difficile de suggérer quel processus a l'impact le plus important sur la dynamique du recrutement. Doherty (1983b) estime que 10^5 œufs donnent 100 larves à la colonisation et 10 juvéniles dans la population d'adultes. Les processus pélagiques tels les courants (dispersifs et tourbillonnaires) ou la croissance larvaire, ont probablement un impact plus important que les processus benthiques tels la métamorphose ou la prédation récifale. Mais les processus benthiques agissent en dernier sur le stock d'adultes. Un processus benthique densité-dépendant tel la compétition pour l'espace, pourrait alors inhiber l'impact des processus pélagiques sur la dynamique des poissons. Pour résoudre ce problème, une étude complète de l'œuf à l'adulte doit être envisagée. Or, dans notre synthèse, aucune étude n'aborde ces six questions à cause de la difficulté à étudier le cycle

biologique dans son ensemble. En effet, entre le moment où l'œuf est émis et où le juvénile intègre la population d'adultes, le poisson a souvent parcouru une grande distance, une centaine de jours s'est écoulé et la plupart des œufs sont morts. Il est donc difficile d'estimer la dualité entre les processus pélagiques et benthiques. Ainsi, cette question de l'influence de ces processus pélagiques et benthiques sur la dynamique des poissons coralliens reste encore largement ouverte à d'autres études.

Cependant, nous émettons l'hypothèse que le nombre de juvéniles qui intègrent le stock d'adultes, dépend principalement de trois processus benthiques : l'apport larvaire, la mortalité densité-dépendante et la mortalité densité-indépendante. L'importance de ces trois facteurs dépend essentiellement du succès de la colonisation et donc de l'intensité du flux larvaire, lui-même dépendant des processus océaniques stochastiques et déterministes, et du succès de la reproduction. McCormick (1998) démontre que le succès de la reproduction chez les Pomacentridae dépend des conditions environnementales dans lesquelles se trouvent les adultes à ce moment. Si un stress quelconque se produit pendant la période de la reproduction, alors le niveau de cortisol (hormone) augmente dans l'œuf. Une concentration trop élevée induit une malformation de l'œuf et donc de la larve ce qui entraînera au bout du compte, un recrutement moins important. Finalement, tout stade ontogénique du poisson influence les stades suivants, mais est aussi influencé par les stades précédents.

La présente synthèse est limitée à l'étude des îles coralliennes sous l'hypothèse d'une origine autochtone des larves. Une synthèse serait intéressante à mener sous l'hypothèse allochtone des larves afin de comparer l'importance relative des différents processus. Néanmoins, la mise en évidence de l'origine autochtone ou allochtone des larves se fonde actuellement sur trop peu de travaux pour pouvoir conclure à ce sujet. Des synthèses sur le recrutement existent aussi à propos des milieux tempérés (Connell, 1985 ; Booth et Brosnan, 1995). Néanmoins, essayer de coupler l'influence des facteurs pélagiques et benthiques en milieu tempéré et corallien aurait compliqué l'analyse. En effet, même si ce sont sensiblement les mêmes processus qui agissent dans les deux milieux, les caractéristiques physico-chimiques de ces deux milieux sont tellement différentes que l'influence relative de ces processus est différente. Par exemple, la durée de vie larvaire est plus longue en milieu tempéré ce qui favorise l'importance des courants océaniques dispersifs sur le couplage temporel entre les nombres d'œufs et de larves. La définition du recrutement a été limitée à l'intégration des juvéniles dans la population d'adultes. D'autres scientifiques utilisent la définition de Ricker (1975) pour étudier le recrutement en terme de pêcherie. Plusieurs synthèses ont été réalisées à ce sujet (Peterman *et al*., 1988 ; Bailey, 1994 ; Larreneta, 1996).

Les implications de la connaissance des processus pélagiques et benthiques contrôlant la dynamique du recrutement, sont importantes pour les études de repeuplement des lagons coralliens. En effet, en cas de modèle de recrutement limitant dans lequel l'apport larvaire (importance de la phase pélagique) limite le stock de juvéniles, l'ajout de récifs artificiels pourrait avoir un rôle d'attraction des juvéniles. En revanche, en cas de modèle de compétition dans lequel le stock de juvéniles est limité par la quantité de refuges disponibles (importance de la phase benthique), l'ajout des récifs artificiels pourrait favoriser une augmentation de ce stock (Bohnsack, 1989). Actuellement, les récifs coralliens sont de plus en plus dégradés en raison de la pression anthropique qui ne cesse de croître sur ces îles coralliennes (Salvat, 1992). Sur les 110 pays qui possèdent des récifs coralliens, 105 sont des pays en développement où l'important n'est pas de préserver la beauté des récifs coralliens, mais de nourrir sa population. La connaissance des processus pélagiques et benthiques, responsables de la dynamique du recrutement des poissons, est donc primordiale si les scientifiques veulent tout en préservant la beauté de ces paysages coralliens, augmenter le stock de poissons.

Remerciements. - Nous tenons à remercier tous ceux qui nous ont aidés dans les différentes missions de terrain réalisées au cours de ces 20 dernières années en Polynésie française (James Algret et Yannick Chancerelle) et tous ceux qui ont contribué à améliorer la qualité de cette synthèse (Bruno Delesalle, Raymonde Lecomte, Alain Lo-Yat, Serge Planes et Albert Rivière).

RÉFÉRENCES

ALDENHOVEN A.J., 1986. - Local variation in mortality rates and life expectancy estimates of the coral reef fish *Centropyge bicolor* (Pisces: Pomacanthidae). *Mar. Biol*., 92: 237-244.

ANDERSON J.T., 1988. - A review of size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. *J. Northw. Atl. Fish. Sci*., 8: 55-66.

ARMSWORTH P.R., JAMES M.K. & L. BODE, 2001. - When to press on or turn back: Dispersal strategies for reef fish larvae. *Am. Nat*., 157: 434-450.

AULT T.R. & C.R. JOHNSON, 1998. - Relationships between habitat and recruitment of three species of damselfish (Pomacentridae) at Heron Reef, Great Barrier Reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*., 223: 145-166.

BAILEY K.M., 1994. - Predation on juvenile flatfish and recruitment variability. *Neth. J. Sea Res*., 32: 175-189.

BALON E.K., 1999. - Alternative ways to become a juvenile or a definitive phenotype and on some persisting linguistic offences. *Env. Biol. Fish*., 56: 17-38.

BEVERTON R.J.H. & S.J. HOLT, 1957. - On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Min. Agr. Food, ser II: Sea Fish*., 19: 1-533.

BEYER J.E., 1989. - Recruitment stability and survival simple size specific theory with examples from the early life dynamics of marine fish. *Dana*, 7: 45-147.

BLACK K.P., 1993. - The relative importance of local retention and inter-reef dispersal of neutrally buoyant material on coral reefs. *Coral Reefs*, 12: 43-53.

BLACK K.P., MORAN P.J. & L.S. HAMMOND, 1991. - Numerical models show coral reef can be self-seeding. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 74: 1-11.

BOHNSACK J.A., 1989. - Are high densities of fishes at artificial reefs the result of habitat limitation or behavioral preference ? *Bull. Mar. Sci.*, 44: 631-645.

BOOTH D.J., 1992. - Larval settlement patrons and preferences by domino damselfish *Dascyllus albisella* Gill. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 155: 85-104.

BOOTH D.J., 2002. - Distribution changes after settlement in six species of damselfish (Pomacentridae) in One Tree Island lagoon, Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 226: 157-164.

BOOTH D.J. & D.M. BROSNAN, 1995. - The role of recruitment dynamics in rocky shore and coral reef fish communities. *Adv. Ecol. Res.*, 26: 309-385.

BRANDER K. & P. HURLEY, 1992. - Distribution of early stage cod (*Gadus morhua*) haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and with flounder (*Glytocephalus cynoglossus*) eggs on the Scotian Shelf: An appraisal of evidence on the coupling of cod spawning and plankton production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 238-251.

BROGAN M.W., 1994. - Distribution and retention of larval fishes near reefs in the Gulf of California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115: 1-13.

BROTHERS E.B. & C.P. MATHEWS, 1987. - Application of otolith microstructural studies to age determination of some commercially valuable fish of the Arabian Gulf. *Bull. Mar. Sci.*, 41: 127-157.

CALEY M.J., CARR M.H., HIXON M.A., HUGUES T.P., JONES G.P. & B.A. MENGE, 1996. - Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 477-500.

CARR M.H. & M.A. HIXON, 1995. - Predation effects on early post-settlement survivorship of coral-reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 124: 31-42.

CASELLE J.E., 1999. - Early post-settlement mortality in a coral reef fish and its effect on local population size. *Ecol. Monogr.*, 69: 177-194.

CASELLE J.E. & R.R. WARNER, 1996. – Variability in recruitment of coral reef fishes: the importance of habitat at two spatial scales. *Ecology*, 77: 2488-2504.

CONNELL J.H., 1978. - Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.

CONNELL J.H., 1985. - The consequences of variation in initial settlement *vs.* post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 107: 11-45.

CONNELL S.D., 1997. - The relationship between large predatory fish and recruitment and mortality of juvenile coral reef-fish on artificial reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 209: 261-278.

COWEN R.K., LWIZA K.M.M., SPONAUGLE S., PARIS C.B. & D.B. OLSON, 2000. - Connectivity of marine populations: open or closed ? *Science*, 287: 857-859.

CRECCO V., SAVOY T. & W. WHITWORTH, 1986. - Effects of density-dependent and climatic factors on American shad (*Alosa sapidissima*) recruitment: A predictive approach. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 40: 1719-1728.

CROWDER L.B., RICE J.A., MARSCHALL A. & T.J. MILLER, 1986. - Larval size and recruitment constraints in pelagic fishes: Larval bloaters don't fit the northern anchovy model. *Treth Ann. Larval Fish Confer., Miami, Florida:* p 36.

CUSHING D.H., 1972. - The production cycle and the numbers of marine fish. *Symp. Zool. Soc., Lond.:* 213-232.

CUSHING D.H., 1990. - Plankton production and year class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, 26: 249-293.

DANILOWICZ B.S., 1997. - A potential mechanism for episodic recruitment of a coral reef fish. *Ecology*, 78: 1415-1423.

DOHERTY P.J., 1980. - Biological and physical constraints on the populations of two sympatric damselfishes on the Southern Great Barrier Reef. PhD. Thesis Univ. Sydney, Australia.

DOHERTY P.J., 1981. - Coral reef fishes: Recruitment limited assemblages ? *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. Manila,* pp. 465-470.

DOHERTY P.J., 1982. - Some effect of density on the juveniles of two species of tropical territoral damselfish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 65: 249-261.

DOHERTY P.J., 1983a. - Diel, lunar and seasonal rhythms in the reproduction of two tropical damselfishes: *Pomacentrus flavicauda* and *P. wardi*. *Mar. Biol.*, 75: 215-224.

DOHERTY P.J., 1983b. - Tropical territorial damselfishes: Is density limited by aggression or recruitment ? *Ecology*, 64: 176-190.

DOHERTY P.J., 1987a. - Light traps: Selective but useful devices for quantifying the distributions and abundances of larval fishes. *Bull. Mar. Sci.*, 41: 423-431.

DOHERTY P.J., 1987b. - The replenishment of populations of coral reef fishes, recruitment surveys, and the problems variability manifest on multiple scales. *Bull. Mar. Sci.*, 41: 411-422.

DOHERTY P.J., 1991. - Spatial and temporal patrons in recruitment. *In:* The Ecology of Fishes on Coral Reefs (Sale P.F., ed.), pp. 261-293. San Diego: Academic Press.

DOHERTY P.J. & D.McB. WILLIAMS, 1988. - The replenishment of coral reef fish populations. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 26: 487-551.

DOHERTY P.J. & A.J. FOWLER, 1994a. - An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science*, 263: 935-939.

DOHERTY P.J. & A.J. FOWLER, 1994b. - Demographic consequences of variable recruitment to coral reef fish populations: a congeneric comparison of two damselfishes. *Bull. Mar. Sci.*, 54: 297-313.

DOHERTY P.J., FOWLER A.J., SAMOILYS M.A. & D.A. HARRIS, 1994. - Monitoring the replenishment of coral trout (Pisces: Serranidae) populations. *Bull. Mar. Sci.*, 54: 343-355.

DOHERTY P.J., DUFOUR V., GALZIN R., HIXON M.A. & S. PLANES, 2003. - High mortality at settlement is a population bottleneck for a tropical surgeonfish. *Ecology*, in press.

DUFOUR V. & R. GALZIN, 1993. - Colonisation patrons of reef fish larvae to the lagoon at Moorea Island, French Polynesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 102: 143-152.

DUFOUR V., RICLET E. & A. LO-YAT, 1996. - Colonisation of reef fishes at Moorea Island, French Polynesia: the importance of the larval flux for the population of resident fishes. *Mar. Freshw. Res.*, 47: 413-422.

DUFOUR V., ALMANY G., ANDERSON T., BERETTA G., BOOTH D.J., CARLETON J., DOHERTY P.J., GALZIN R., HIXON M.A., LECAILLON G., LECOMTE R., OVERHOLTZEN K., PLANES S., SCOURZIC T., STAND S., THOMPSON S. & M. WEBSTER, 1998. - International mission Covare 98. Quantification of larval flux and mortality at settlement of a coral reef fish. *Intern. Soc. for Reef Studies, Perpignan*, pp. 67.

DURVILLE P., BOSC P., GALZIN R. & C. CONAND, 2002. - Colonisation du récif frangeant de l'île de la Réunion par les larves de poissons coralliens. *Oceanol. Acta*, 25: 23-30.

ELLERTSEN B., FOSSUM P., SOLEMDAL P. & S. SUNDLY, 1989. - Relations between temperature and survival of egg and first feeding larvae of northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *Rapp. P.V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 191: 209-219.

FAUVELOT C., 2002. - Influence des caractéristiques biologiques et historiques des espèces sur la structuration d'une métapopulation en milieu fragmenté insulaire: exemple des poissons coralliens en Polynésie française. Thèse de Doctorat, Univ. Paris VI, France.

FOGARTY M.J., 1993. - Recruitment in randomly varying environments. *ICES J. Mar. Sci.*, 50: 247-260.

FOGARTY M.J., SISSENWINE M.P. & E.B. COHEN, 1991. - Recruitment variability and the dynamics of exploited marine populations. *TREE*, 6: 241-246.

FORRESTER G.E., 1990. - Factors influencing the juvenile demography of a coral reef fish. *Ecology*, 71: 1666-1681.

FOWLER A.J., DOHERTY P.J. & D.McB. WILLIAMS, 1992. - Multiscale analysis of recruitment of a coral reef fish on the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 82: 131-141.

FRITH C.A., LEIS J.M. & B. GOLDMAN, 1986. - Currents in the Lizard Island region of the Great Barrier Reef and their relevance to pential movements of larvae. *Coral Reefs*, 5: 267-272.

GALZIN R., 1987a. - Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. I. Spatial scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 129-136.

GALZIN R., 1987b. - Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. II. Temporal scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 137-145.

GLADFELTER W.B., OGDEN J.C. & E.H. GLADFELTER, 1980. - Similarity and diversity among coral reef fish communities: a comparison between tropical Western Atlantic (Virgin Islands) and tropical Central Pacific (Marshall Islands) patch reefs. *Ecology*, 61: 1156-1168.

GOREAU T.F., 1969. - Post Pleistocene urban renewal in coral reef. *Micronesia*, 5: 323-326.

HIXON M.A., 1991. - Predation as a process structuring coral reef communities. *In:* The Ecology of Fishes on Coral Reefs (Sale P.F., ed.), pp. 261-293. San Diego: Academic Press.

HIXON M.A. & M.H. CARR, 1997. - Synergistic predation, density dependence, and population regulation in marine fish. *Science*, 277: 946-949.

HJORT J., 1914. - Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 20: 1-228.

HOBSON E.S., 1965. - Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between daylight and darkness. *Fish. Bull.*, 70: 715-740.

HOLBROOK S.L. & R.J. SCHMITT, 1997. - Settlement patrons and process in a coral reef damselfish: in situ nocturnal observations using infrared video. *In:* Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Manilla: 1143-1148.

HOLBROOK S.L., BROOKS A.J. & R.J. SCHMITT, 2002. - Predictability of fish assemblages on coral patch reefs. *Mar. Freshw. Res.*, 53: 181-188.

JOHANNES R.E., 1975. - Pollution and degradation of coral reef communities. *In:* Tropical marine Pollution (Wood E.J. & R.E. Johannes, eds), pp. 13-50. Amsterdam: Elsevier.

JONES G.P., 1986. - Food availability affects growth in a coral reef fish. *Oecologia*, 70: 136-139.

JONES G.P., 1987. - Competitive interactions among adults and juveniles in a coral reef fish. *Ecology*, 68: 1534-1547.

JONES G.P., 1990. - The importance of recruitment to the dynamics of a coral reef fish population. *Ecology*, 71: 1691-1698.

JONES G.P., MILICICH M.J., EMSLIE M.J. & C. LUNOW, 1999. - Self-recruitment in a coral reef population. *Nature*, 402: 802-804.

KINGSFORD M.J., 1992. - Spatial and temporal variation in predation on reef fishes by coral trout (*Plectropomus leopardus*). *Coral Reefs*, 11: 193-198.

KOKITA T. & M. OMORI, 1999. - Long distance dispersal of larvae and juvenile rockfish, *Sebastes thompsoni*, with drifting seaweed in the Tohoku area, North-West Pacific, estimated by analysis of otolith microstructure. *Bull. Mar. Sci.*, 65: 105-118.

KULBICKI M., LABROSSE P. & Y. LETOURNEUR, 2000. - Fish stock assessment of the northern New Caledonian lagoons: 2- Stocks of lagoon bottom and reef associated fishes. *Aquat. Living Resour.*, 13: 77-90.

LABROSSE P., LETOURNEUR Y., KULBICKI M. & J.R. PADDON, 2000. - Fish stock assessment of the northern New Caledonian lagoons: 3- Fishing pressure, potential yields and impact on management options. *Aquat. Living Resour.*, 13: 91-98.

LAEGDSGAARD P. & C. JOHNSON, 2001. - Why do juvenile fish utilize mangrove habitats ? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 257: 229-253.

LARRANETA M.T.G., 1996. - Ecologia de la relacion stock-reclutamiento en los peces marinos. *Oceanides*, 11: 1-187.

LASKER R., 1975. - Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chorophyll layers and successful first feeding. *Fish. Bull.*, 73: 453-462.

LECCHINI D., 2002. - How do coral reef fish larvae sensorially recognise their location of settlement ? *Symp. Intern. Soc. Reef Stud. (Cambridge):* 134.

LECCHINI D. & R. GALZIN, 2003. - Experimental assessment of the influence of settlement strategy on predation on coral reef fish. *Rencontres de l'Ichtyologie en France (RIF 2003), Soc. Fr. Ichtyol.*, 65.

LEGGETT W.C., 1986. - The dependence of fish larval survival on food and predator densities. *In:* The role of freshwater outflow in coastal marine ecosystems (Skreslet S., ed.), pp. 117-137. Berlin: Springer-Verlag.

LEGGETT W.C. & E. DEBLOIS, 1994. - Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages ? *Neth. J. Sea Res.*, 32: 119-134.

LEIS J.M., 1991. - The pelagic stage of reef fishes. *In*: The Ecology of Fishes on Coral Reefs (Sale P.F., ed.), pp. 183-230. San Diego: Academic Press.

LEIS J.M. & M.I. McCORMICK, 2002. - Behaviour, dispersal, growth and metamorphosis of the pelagic larvae of coral reef fishes. *In:* Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a complex Ecosystem (Sale P.F., ed.), pp. 171-200. San Diego: Academic Press.

LETOURNEUR Y., CHABANET P., VIGLIOLA L. & M. HARMELIN-VIVIEN, 1998. - Mass settlement and post-settlement mortality of *Epinephelus merra* (Pisces, Serranidae) on Reunion coral reefs. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 78: 307-319.

LETOURNEUR Y., KULBICKI M. & P. LABROSSE, 2000a. - Fish stock assessment of the northern New Caledonian lagoons: 1- Structure and stocks of coral reef fish communities. *Aquat. Living Resour.*, 13: 65-76.

LETOURNEUR Y., LABROSSE P. & M. KULBICKI, 2000b. - Distribution spatiale des stocks de poissons récifaux démersaux d'intérêt commercial et effort de pêche en Province Nord de Nouvelle-Calédonie (Pacifique occidental). *Oceanol. Acta*, 23:595-606.

LEVIN P.S., 1994. - Small-scale recruitment variation in a temperate fish: the roles of macrophytes and food supply. *Env. Biol. Fish.*, 40: 271-281.

LEVIN P.S., 1996. - Recruitment in a temperate demersal fish: Does larval supply matter ? *Limnol. Oceanogr.*, 41: 672-679.

MAPSTONE B.D. & A.J. FOWLER, 1988. - Recruitment and the structure of assemblages of fish on coral reefs. *TREE*, 3: 72-77.

MARLIAVE J.B., 1977. - Substratum preferences of settling larvae of marine fishes reared in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 27: 47-60.

MAY R.C., 1974. - Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. *In:* The early Life History of Fish (Blaxter J.H.S., ed.), pp. 3-19. Berlin: Springer-Verlag.

McCORMICK M.I., 1998. - Behaviorally induced maternal stress in a fish influences progeny quality by a hormonal. *Ecology*, 79: 1873-1883

McCORMICK M.I., 1999. - Delayed metamorphosis of a tropical reef fish (*Acanthurus triostegus*): A field experiment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 176: 25-38.

McCORMICK M.I. & B.W. MOLONY, 1992. - Effect of feeding history on the growth characteristics of a reef fish at settlement. *Mar. Biol.*, 114: 165-173.

McFARLAND W.H., BROTHERS E.B., OGDEN J.C., SHULMAN M.J., BERMINGHAM E.L. & N.M. KOTCHIAN-PRENTISS, 1985. - Recruitment patrons in young French grunts, *Haemulon flavolineatum* (Family Haemulidae), at St. Croix, Virgin Islands. *Fish. Bull. U.S.*, 83: 413-426.

MEEKAN M.G., MILICICH M.J. & P.J. DOHERTY, 1993. - Larval production drives temporal patrons of larval supply and recruitment of a coral reef damselfish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 93: 217-225.

MENGE B.A., BERLOW E.L., BLANCHETTE C.A., NAVARETE S.A. & S.B. YAMADA, 1994. - The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecol. Monogr.*, 64: 249-286.

MENGE B.A., 2000. - Recruitment *vs* post-recruitment processes as determinants of barnacle population abundance. *Ecol. Monogr.*, 70: 265-288.

MILICICH M.J., 1994. - Dynamic coupling of coral reef fish replenishment and oceanographic processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110: 135-144.

MILICICH M.J. & P.J. DOHERTY, 1994. - Larval supply of coral reef fish populations: magnitude and synchrony of replenishment to Lizard Island, Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110: 121-134.

MILICICH M.J., MEEKAN M.G. & P.J. DOHERTY, 1992. - Larval supply: a good predictor of recruitment of three species of reef fish (Pomacentridae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 153-166.

MUNRO J.L. & D.McB. WILLIAMS, 1985. - Assessment and management of coral reef fisheries: Biological, environmental, and socio-economic aspect. *In:* Proc. 5th Int. Coral Reef Congr., Tahiti: 543-581.

MYERS R.A. & K. DRINKWATER, 1989. - The influence of Gulf Stream warm core rings on recruitment of fish in the Northwest Atlantic. *J. Mar. Res.*, 47: 635-656.

MYERS R.A., MERTZ G. & C.A. BISHOP, 1993. - Cod spawning in relation to physical and biological cycles of the northern Northwest Atlantic. *Fish. Oceanogr.*, 3: 154-165.

OCHI H., 1985. - Temporal patrons of breeding and larval settlement in a temperate population of the tropical anemone fish *Amphiprion clarkii*. *Jpn. J. Ichthyol.*, 32: 248-257.

OGDEN J.C. & J.P. EBERSOLE, 1981. - Scale and community structure of coral reef fishes: a long term study of a large artificial reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4: 97-103.

OLAFSSON E.B., PETERSON C.H. & W.G. AMBROSE, 1994. - Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments: The relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 32: 65-109.

PETERMAN R.M. & M.J. BRADFORD, 1987. - Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Science*, 235: 354-356.

PETERMAN R.M., BRADFORD M.J., LO N.C.H. & R.D. METHOT, 1988. - Contribution of early life stages to interannual variability in recruitment of northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 8-16.

PITCHER C.R., 1987. - Validation and application of otolith ageing techniques to some problems in the ecology of coral reef fishes. Ph.D. Thesis, Griffith Univ., Brisbane, Australia.

PLANES S., 1993. - Genetic differentiation in relation to restricted larval dispersal of the convict surgeon fish, *Acanthurus triostegus*, in French Polynesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 98: 237-246.

PLANES S., LEFEVRE A., LEGENDRE P. & R. GALZIN, 1993. - Spatio-temporal variability in fish recruitment to a coral reef (Moorea, French Polynesia). *Coral Reefs*, 12: 105-113.

PLANES S., GALZIN R. & F. BONHOMME, 1996. - A genetic metapopulation model for reef fishes in oceanic islands: The case of the surgeonfish, *Acanthurus triostegus*. *J. Evol. Biol.*, 9: 103-117.

RICKER W.E., 1954. - Stock and recruitment. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 11: 559-623.

RICKER W.E., 1975. - Computative and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 191: 1-382.

ROBERTSON D.R., GREEN D.G. & B.C. VICTOR, 1988. - Temporal coupling of production and recruitment of larvae of a Caribbean reef fish. *Ecology*, 69: 370-381.

ROTHSCHILD B.J., OSBORN T.R., DICKEY T.D. & D.M. FARMER, 1989. - The physical basis for recruitment variability in fish populations. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 451: 136-145.

SALE P.F., 1978. - Coexistence of coral reef fishes a lottery for living space. *Env. Biol. Fish.*, 3: 85-102.

SALE P.F., 1980. - The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 18: 376-421.

SALE P.F, DOHERTY P.J. & W.A. DOUGLAS, 1980. - Juvenile recruitment strategies and the coexistence of territorial pomacentrid fishes. *Bull. Mar. Sci.*, 30: 147-158.

SALE P.F. & W.A. DOUGLAS, 1984. - Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*, 65: 409-422.

SALVAT B., 1992. - Coral reefs: A challenging ecosystem for human societies. *Global Env. Change*, 2: 12-18.

SANCHO G., MA D. & P.S. LOBEL, 1997. - Behavioural observations of an upcurrent reef colonisation event by larval surgeonfish *Ctenochaetus strigosus* (Acanthuridae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 153: 311-316.

SANO M., 1997. - Is recruitment of the temperate sand goby, *Sagamia geneionema*, affected by habitat patch characteristics ? *Ichthyol. Res.*, 35: 1-12.

SCHMITT R.J. & S.J. HOLBROOK, 1999. - Mortality of juvenile damselfish: Implications for assessing processes that determine abundance. *Ecology*, 80: 35-50.

SCHMITT R.J. & S.J. HOLBROOK, 2002. - Correlates of spatial variation in settlement of two tropical damselfishes. *Mar. Freshw. Res.*, 53: 329-337.

SHAPIRO D.Y., 1987. - Inferring larval recruitment strategies from the distributional ecology of settled individuals of a coral reef fish. *Bull. Mar. Sci.*, 41: 289-295.

SHENKER J.M., MADDOX E.D., WISHINSKI E., PEARL A., THORROLD S.R. & N. SMITH, 1993. - Onshore transport of settlement stage Nassau grouper *Epinephelus striatus* and other fishes in Exuma Sound, Bahamas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 98: 31-43.

SHEPHERD J.G. & D.H. CUSHING, 1980. - A mechanism for density-dependent survival of larval fish as the basis for a stock-recruitment relationship. *J. Cons. Int. Exploit. Mer*, 39: 160-167.

SHIMA J.S., 1999. - Variability in relative importance of determinants of reef fish recruitment. *Ecol. Lett.*, 2: 304-310.

SHIMA J.S., 2001. - Recruitment of a coral reef fish: roles of settlement habitat, and post-settlement losses. *Ecology*, 82: 2190-2199.

SHIMA J.S., 2002. - Mechanisms of density- and number-dependent population regulation of a coral reef fish. *Mar. Freshw. Res.*, 53: 175-179.

SHULMAN M.J. & J.C. OGDEN, 1987. - What controls tropical reef fish populations: recruitment or benthic mortality ? An example in the Caribbean reef fish *Haemulon flavolineatum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39: 233-242.

SPONAUGLE S. & R.K. COWEN, 1997. - Early life history traits and recruitment patrons of Caribbean wrasses (Labridae). *Ecol. Monogr.*, 67: 177-202.

STEELE M.A., 1997. - Population regulation by post-settlement mortality in two temperate reef fishes. *Oecologia*, 112: 64-74.

STEELE M.A. & G.E. FORRESTER, 2002. - Early postsettlement predation on three reef fishes: effects on spatial patrons of recruitment. *Ecology*, 83: 1076-1091.

STOBUTZKI I.C. & D.R. BELLWOOD, 1994. - A analysis of the sustained swimming abilities of pre- and post-settlement coral reef fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 175: 275-296.

STOBUTZKI I.C. & D.R. BELLWOOD, 1997. - Sustained swimming abilities of the late pelagic stages of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 149: 35-41.

SWEARER S.E., CASELLE J.E., LEA D.W. & R.R. WARNER, 1999. - Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature*, 402: 799-802.

SWEATMAN H.P.A., 1988. - Field evidence that settling coral reef fish larvae detect resident fishes using dissolved chemical cues. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 124: 163-174.

THORISSON K., 1994. - Is metamorphosis a critical interval in the early life of marine fishes ? *Env. Biol. Fish.*, 40: 23-36.

THORROLD S.R., SHENKER J.M., WISHINSKI E., MOJICA R. & E.D. MADDOX, 1994. - Larval supply of shorefishes to nursery habitat around Lee Stocking Island. Bahamas. I. Small-scale distribution patrons. *Mar. Biol.*, 118: 555-566.

VICTOR B.C., 1983. - Recruitment and population dynamics of a coral reef fish. *Science*, 219: 419-420.

VICTOR B.C., 1986a. - Duration of the planktonic larval stage of one hundred species of Pacific and Atlantic wrasses (family Labridae). *Mar. Biol.*, 90: 317-326.

VICTOR B.C., 1986b. - Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1208-1213.

VICTOR B.C., 1986c. - Larval settlement and juvenile mortality in a recruitment limited coral reef fish population. *Ecol. Monogr.*, 56: 145-160.

VICTOR B.C., 1991. - Settlement strategies and biogeography of reef fishes. *In:* The Ecology of Fishes on Coral Reefs (Sale P.F., ed.), pp. 231-260. San Diego: Academic Press.

VIGLIOLA L. & M. HARMELIN-VIVIEN, 2001. - Post-settlement ontogeny in three Mediterranean reef fish species of the genus *Diplodus*. *Bull. Mar. Sci.*, 68: 271-286.

WARNER R.R. & P.L. CHESSON, 1985. - Coexistence mediated by recruitment fluctuations: A field guide to the storage effect. *Am. Nat.*, 125: 769-787.

WARNER R.R. & T.P. HUGHES, 1988. - The population dynamics of reef fishes. *In:* Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville: 149-155.

WILLIAMS D.McB., 1980. - Dynamics of the pomacentrid community on small patch reefs in One Tree lagoon (Great Barrier Reef). *Bull. Mar. Sci.*, 30: 159-170.

WILLIAMS D.McB., 1983. - Daily, monthly and yearly variability in recruitment of a guild of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 231-237.

WILLIAMS D.McB., 1986. - Temporal variation in the structure of reef slope fish communities (central Great Barrier Reef): short term effects of *Acanthaster planci* infestation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28: 157-164.

WRIGHT J.T. & P.D. STEINBERG, 2001. - Effect of variable recruitment and post-recruitment herbivory on local abundance of a marine alga. *Ecology*, 82: 2200-2215.

WRIGHT S., 1931. - Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.

Reçu le 27 janvier 2003.
Accepté pour publication le 05 mai 2003.